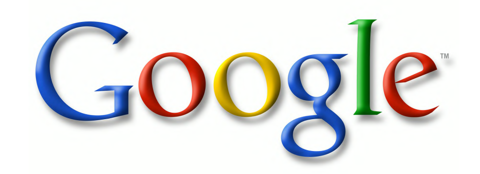
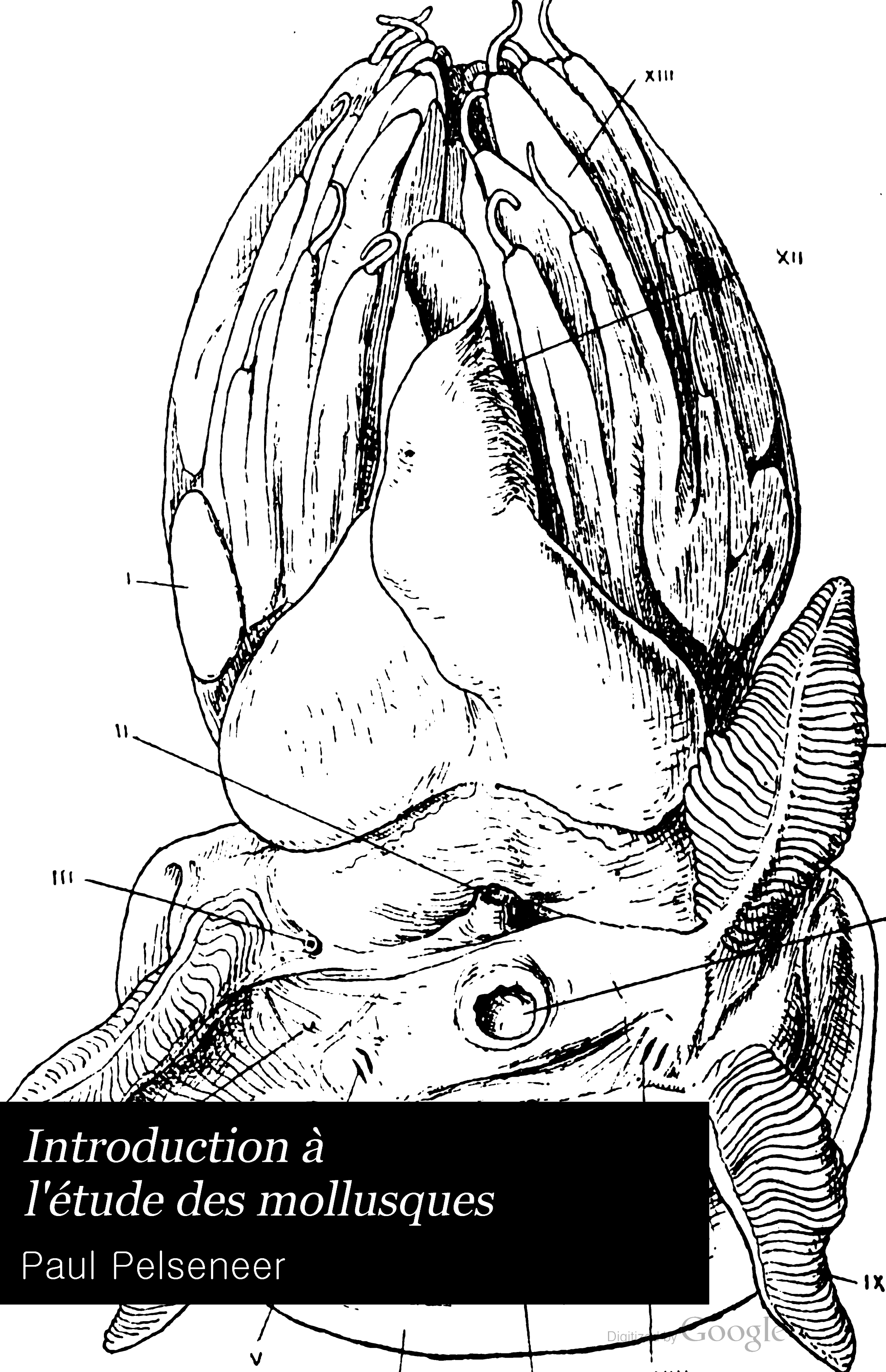
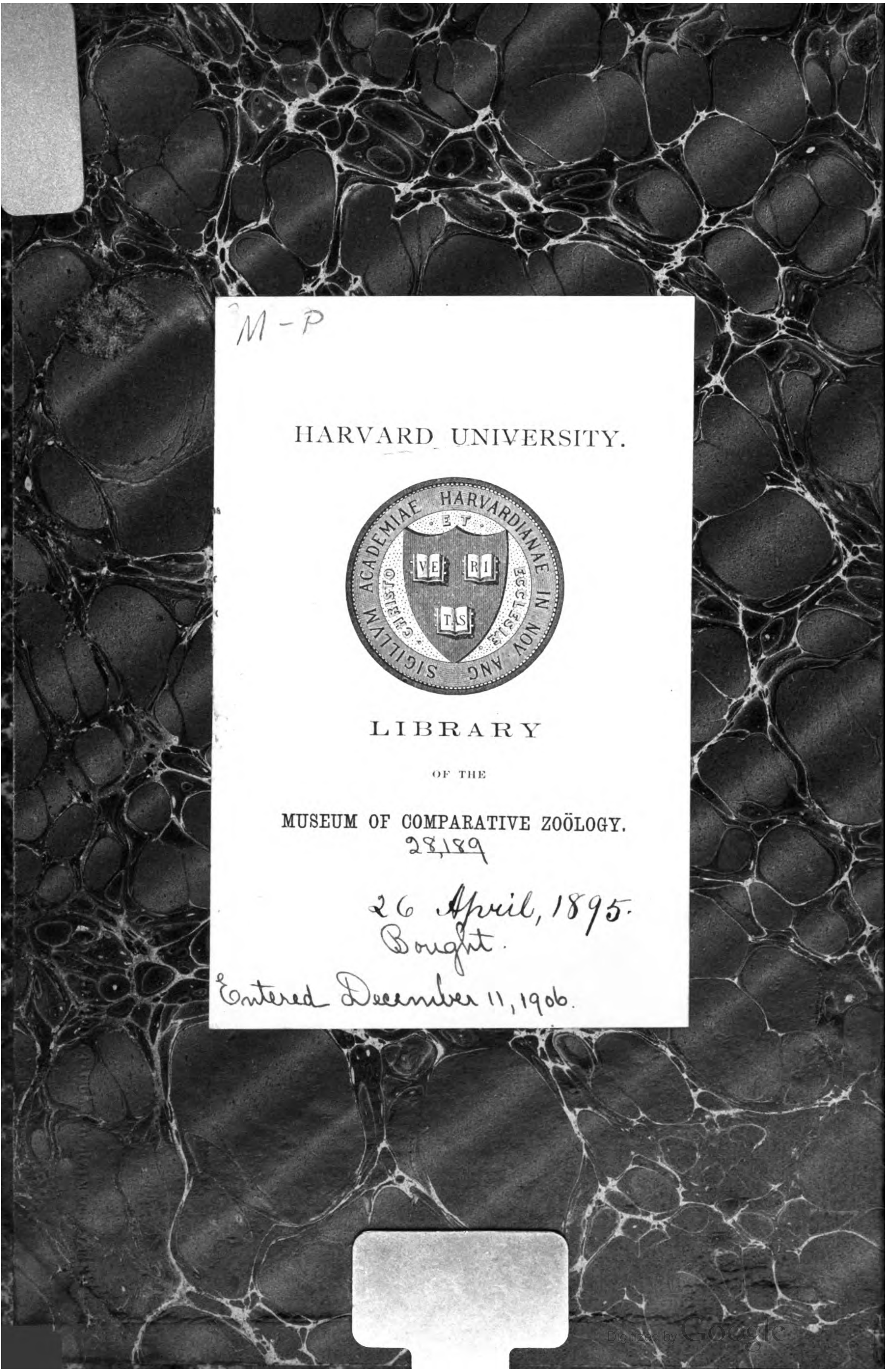

Google



Introduction à l'étude des mollusques

Paul Pelseneer


M-P
HARVARD UNIVERSITY.
ACADEMIAE HARVARDIANAE IN NOV ANG
SIGILLVM
ET
CHRISTO
ECCLESIAE
VE
RI
TAS
LIBRARY
OF THE
MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.
28,189
26 April, 1895.
Bought.
Entered December 11, 1906.



INTRODUCTION

A

L'ÉTUDE DES MOLLUSQUES

Extrait des Mémoires de la Société Royale Malacologique de Belgique

TOME XXVII (1892)

INTRODUCTION

A

L'ÉTUDE DES MOLLUSQUES

PAR

Paul PELSENEER

DOCTEUR AGRÉGÉ A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BRUXELLES

PROFESSEUR A L'ÉCOLE NORMALE DE GAND

MEMBRE DE LA SOCIÉTÉ ROYALE MALACOLOGIQUE DE BELGIQUE

BRUXELLES

Henri LAMERTIN, libraire-éditeur

20, RUE MARCHÉ-AU-BOIS, 20

1894

BRUXELLES
P. WEISSENBRUCH, IMP. DU ROI
45, RUE DU POINÇON

INTRODUCTION

A

L'ÉTUDE DES MOLLUSQUES

AVANT-PROPOS

Les ouvrages de zoologie élémentaire sont nécessairement en retard sur l'état d'avancement de la science, par suite de l'impossibilité qu'il y a pour un seul homme de synthétiser nos connaissances sur l'organisation, le développement, l'éthologie et la systématique de *tous* les animaux.

En attendant que ce but puisse être mieux rempli par un traité dû à la collaboration d'un nombre suffisant de spécialistes, ceux qui désirent aborder l'étude d'un groupe déterminé peuvent parfois trouver un résumé assez *récent* (comme, par exemple, *Les Insectes*, par Graber; *Les Poissons*, par Günther; etc.). Mais pour ce qui concerne les Mollusques, il n'en est pas ainsi : il ne peut, en effet, entrer dans l'esprit de personne de considérer l'étude des coquilles comme la zoologie de ce groupe. Il y a donc opportunité à coordonner les observations des malacologues, jusqu'aux plus récentes, et à en présenter un tableau sommaire ne dépassant pas l'étendue d'un ouvrage élémentaire.

D'un autre côté, pour la généralité des zoologistes, l'embranchement des Mollusques ne se compose que d'un certain nombre de

types (tels que *Sepia*, *Patella*, *Buccinum*, *Aplysia*, *Helix*, *Dentalium*, *Ostrea*, *Mytilus*, etc.), dont l'organisation a été ou est encore tous les jours l'objet d'observations assidues. Mais la plupart des autres genres, étant des créations de conchyliologistes, demeurent étrangers aux zoologistes, parce que leur conformation reste ignorée. Il en résulte que, dans son ensemble, l'embranchement est méconnu.

En attendant qu'il soit étudié *zoologiquement*, et non conchyliologiquement, en entier, suivant un plan méthodique, comme la plupart des autres divisions du règne animal, il y a donc lieu aussi de discerner, dans l'amoncellement des genres de Mollusques (dont un si grand nombre n'ont pas une valeur générique) ceux que l'on peut présenter aux zoologistes comme les *principales* formes d'organisation différente qui existent dans le groupe.

Telles sont les raisons de l'apparition du présent travail et les tendances suivies dans sa partie systématique ; les exemples indiqués dans cette dernière ont été pris, chaque fois qu'il a été possible, dans la faune de l'Europe occidentale.

Pour chaque classe (et sous-classe, s'il y a lieu) seront exposés successivement la morphologie (des différents systèmes d'organes, de façon à en montrer autant que possible l'évolution phylogénétique), le développement et l'éthologie (ou principales particularités des conditions d'existence), puis la systématique et la bibliographie, restreinte aux principales productions parues jusqu'au commencement de 1892.

Les figures qui accompagnent le présent travail ont été choisies parmi celles, y compris les plus récentes, qui convenaient le mieux (la plupart non encore reproduites) ; un certain nombre en sont même entièrement inédites. Afin qu'elles soient comparables entre elles, elles ont été, autant que possible, orientées d'une façon uniforme : sauf indication contraire, les vues latérales et les coupes sagittales sont représentées du côté gauche, le dos en haut ; les vues antérieures et les coupes transversales, le dos en haut, et les vues ventrales ou dorsales, la tête en haut.

MOLLUSCA, Cuvier, 1798.

Synonymie : *Malacozoa*, Blainville ; *Palliata*, Latreille ; *Heterogangliata*, Owen ; *Otocardes*, Hæckel ; *Saccata*, Hyatt.

Le terme « Mollusques » doit être exclusivement réservé pour les cinq groupes d'animaux dont on peut prendre respectivement comme types le Chiton, l'Escargot, le Dentale, la Moule et le Poulpe. Quoique l'aspect extérieur puisse varier excessivement dans certaines formes aberrantes, l'organisation intérieure garde, pour ses traits principaux, une assez grande uniformité.

I. — Morphologie.

1. Téguments et conformation extérieure. — La surface du corps des Mollusques est formée par un épithélium fréquemment cilié, dans lequel existent, en nombre considérable, des cellules glandulaires : celles-ci produisent la mucosité, habituellement si abondante, qui rend souples et visqueux les téguments de ces animaux. Dans certains cas, il y a des cellules dont la substance est phosphorescente (exemple : chez *Phyllirhoe*, *Plocamopherus*, *Pholas*, etc.). L'épithélium renferme en outre de nombreuses terminaisons de la sensibilité générale.

En dessous de l'épithélium se trouve le tissu conjonctif, d'origine mésodermique, atteignant un très grand développement dans tout l'embranchement. Il peut se présenter sous des formes très diverses : cellules « plasmatiques » ou vésiculeuses, qui parfois produisent et contiennent des concrétions calcaires et même de véritables spicules sous-épithéliaux (Pleurobranchiens et divers Nudibranches) ; cellules étoilées ; cellules fibrillaires. Ce tissu renferme très fréquemment des espaces sanguins dont l'extension cause la turgescence de diverses parties des téguments. Dans certains cas, il est condensé et constitue des parties solides de soutien, par exemple : le « squelette » des filaments branchiaux (fig. 98) ; la « coquille » sous-épithéliale des *Cymbuliidæ* (fig. 70) ; les diverses pièces cartilagineuses des Céphalopodes (fig. 126), etc.

Sous et dans le tissu conjonctif sous-cutané, sont des fibres muscu-

laires formant des couches de faisceaux rectilignes et annulaires, parmi lesquelles on ne peut distinguer qu'un petit nombre de masses bien définies. Ces fibres musculaires sont généralement lisses; dans divers cas, des granulations qui y sont disposées en rangées transversales perpendiculaires au grand axe de la fibre, lui donnent une apparence de fausse striation : dans la masse buccale (divers Gastropodes), le cœur, les muscles adducteurs (divers Lamellibranches), le septum branchial (*Cuspidaria*), le columellaire des larves de certains Nudibranches; une striation plus nette existe dans des muscles à contraction encore plus rapide, comme dans une partie de l'adducteur de *Pecten* (fig. 110, X), mais sans y être pareille à la striation régulière des fibres musculaires des Arthropodes et des Vertébrés.

L'ensemble de la couche tégumentaire ainsi formée d'épithélium, de tissu conjonctif et de muscles, atteint souvent une épaisseur considérable et est excessivement polymorphe quant à son aspect extérieur; elle donne naissance à des saillies de diverse nature : appendices, expansions, etc.; en outre, ces différentes saillies sont susceptibles de concrescence entre elles ou avec d'autres parties du corps (bords du manteau; bords et lobes du pied; branchies, etc.). De là provient qu'avec un plan d'organisation assez uniforme, la configuration du corps des mollusques présente une telle diversité. Enfin, certaines parties des téguments sont susceptibles de se détacher spontanément du corps, par la volonté de l'animal (« autotomie », le plus souvent défensive) : parties du pied ou de ses appendices; siphons de quelques Lamellibranches; papilles dorsales et autres parties des téguments dorsaux de certains Nudibranches; tentacules céphaliques des Scaphopodes, etc.). Ces parties se régénèrent, tout comme, d'ailleurs, les parties tégumentaires enlevées accidentellement (tentacules céphaliques, nageoires, bras des Céphalopodes), avec les organes, souvent très différenciés qu'elles portent : œil, ven-

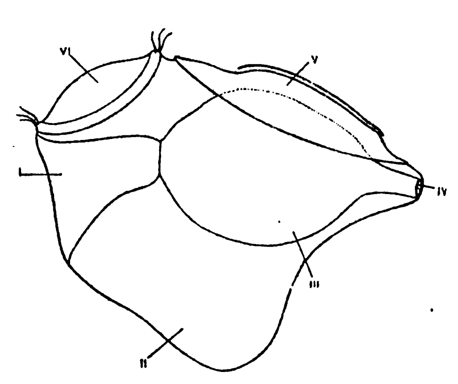


Fig. 1. — Embryon de *Paludina*, vu du côté gauche, grossi, d'après Bütschli. I, bouche; II, pied; III, estomac; IV, anus; V, manteau et coquille; VI, aire vélaire ou plaque apicale entourée de sa couronne ciliée.

touses, etc. Le plus remarquable exemple d'autotomie physiologique et régulière est l'hectocotyle des *Philonexidæ* (voir Céphalopodes).

La surface tégumentaire du corps se divise en trois régions :

1° La plus antérieure, portant l'ouverture buccale et la plupart des organes de la sensibilité spéciale (voir plus loin : 2, 4°) avec des appendices de nature variable, constitue la *tête* (VI, fig, 1);

2° A la partie ventrale, une saillie tégumentaire très développée, mais de forme variable, constitue l'organe locomoteur ou *pied* (II, fig. 1).

3° Enfin, sur la face dorsale, il y a une expansion tégumentaire, recouvrant une partie plus ou moins grande du corps, et dont la cuticule calcifiée forme une coquille protectrice (de conformation différente suivant le groupe) : c'est le *manteau* ou enveloppe palléale (V, fig. 1); des cellules des téguments palléaux peuvent secréter des spicules calcaires qui y restent attachés (Amphineures) [(dans quelques rares cas, les téguments pédieux donnent aussi naissance à une « coquille » calcifiée, qui y reste attachée (*Hipponyx*) ou non (*Argonauta*)].

La tête et le pied sont rattachés à la coquille par des faisceaux musculaires pairs et symétriques dans les Placophores, Scaphopodes, Lamellibranches (rétracteurs du pied), Céphalopodes (rétracteur de la tête et de l'entonnoir); chez les Gastropodes, il n'y a qu'un muscle impair (columellaire). Les fibres de ces muscles s'attachent à l'épithélium sous-coquillier.

2. Système nerveux et organes des sens. — Le système nerveux constitue un appareil des plus importants dans la morphologie, en ce sens qu'il est le dernier qui soit influencé par les modifications de l'organisme. Il se compose essentiellement de trois parties : les centres sensoriels, les centres tégumentaires ou moteurs et les centres viscéraux.

1° *Centres sensoriels.* — Ils sont situés au dos de l'œsophage, où ils constituent une paire de ganglions innervant la région céphalique et, d'une façon générale, les organes de la sensibilité spéciale : ce sont les *ganglions cérébraux* (II, fig. 2).

2° *Centres tégumentaires.* — Reliés chacun au cérébral correspondant, ils constituent une paire infra-œsophagienne antérieure et innervent les téguments : ce sont les *ganglions pédieux ;* par suite de la différenciation de la partie dorsale des téguments en « manteau »,



une partie de ces centres se spécialise pour l'innerver, s'écartant plus ou moins des centres pédieux, sur les côtés de l'œsophage et restant aussi reliés aux cérébraux : ce sont les *ganglions pleuraux* (XII, fig. 2). Les ganglions pédieux (VIII) n'ont plus alors qu'à innerver le pied et constituent les centres *moteurs*.

Fig. 2. — Système nerveux de *Patella*, vu dorsalement, grossi [1]. I, nerf tentaculaire; II, ganglion cérébral; III, connectif cérébro-pédieux; IV, connectif cérébro-pleural; V, otocyste; VI, osphradium; VII, nerf palléal; VIII, tête du ganglion (cordon) pédieux; IX, ganglion supra-intestinal; X, cordon pédieux (la partie postérieure n'en est pas représentée); XI, ganglion abdominal; XII, ganglion pleural; XIII, nerf otocystique; XIV, ganglion stomato-gastrique; XV, nerf optique; XVI, commissure labiale; XVII, commissure cérébrale.

3° *Centres viscéraux*. — Ils comprennent deux colliers entourant le tube digestif, et naissant, l'antérieur, des ganglions cérébraux au voisinage des connectifs (et parfois, en apparence d'une paire de ces connectifs : *Testacella*), la postérieure, des ganglions pleuraux. Ces deux colliers sont généralement anastomosés entre eux (Céphalopodes, fig. 129, Gastropodes).

A. — Le *collier antérieur* porte en son milieu deux ganglions (XIV, fig. 2), ordinairement voisins du bulbe buccal qu'ils innervent partiellement, ainsi que tout l'œsophage et l'estomac; sur ce dernier, il donne dans certains cas des ganglions « stomacaux » (Céphalopodes, fig. 129, certains Tectibranches et Nudibranches, etc.) : ce collier est le *stomato-gastrique*.

[1] Les figures sans indication de source sont originales ou extraites des travaux de l'auteur.

B. — Le *collier postérieur* est la *commissure viscérale* proprement dite, plus ou moins longue, sur laquelle se trouve un nombre variable de ganglions (IX, XI, fig. 2) innervant les autres viscères : les systèmes circulatoire, excréteur et reproducteur.

On peut donc considérer les centres 1° et 2° comme étant essentiellement les centres des organes ectodermiques ; les centres 3° *A*, comme ceux des organes endodermiques et 3° *B*, des organes mésodermiques.

Les centres nerveux sont constitués d'une partie superficielle formée de cellules nerveuses, et d'une partie centrale fibreuse, constituée par les prolongements des cellules ; cette partie centrale est le véritable noyau du ganglion et donne naissance aux fibres des nerfs.

4° *Organes des sens.* — *A.* La *sensibilité générale* a son siège sur toute la surface libre de l'enveloppe du corps ou en continuité avec elle (y compris la face interne du manteau — et surtout ses régions glandulaires — et toutes les invaginations de l'ectoderme : les glandes pédieuses, la portion terminale de l'intestin rectal et des reins, etc.). Parmi les cellules épithéliales, il y a sur ces surfaces, des éléments sensoriels : cellules neuro-épithéliales ou terminaisons nerveuses, traversant parfois une partie de la coquille (æsthetes des Chitons, fig. 14, VIII). Ces éléments sont plus particulièrement nombreux sur les parties les plus exposées : tentacules céphaliques des Gastropodes, épipodiaux des Rhipidoglosses, palléaux des Lamellibranches, etc., jouant alors plus spécialement le rôle d'organes tactiles.

B. Goût. — Dans la cavité buccale de diverses formes, ou même autour de la bouche, on a constaté l'existence de terminaisons spéciales gustatives : boutons ou corps cyathiformes.

C. Organes olfactifs ou de fonction analogue. — Il en existe plusieurs, morphologiquement distincts : les rhinophores, céphaliques, et les osphradies, palléaux.

a) Les *rhinophores* sont situés sur la tête, généralement sur un appendice plus ou moins saillant (tentacule) (fig. 68), ou dans certains cas constituent une fossette (exemple Céphalopodes, fig. 141). Le nerf de chaque rhinophore provient du ganglion cérébral et est parfois partiellement commun avec le nerf optique.

b) Les *osphradies* sont placés vers l'entrée de la cavité palléale (fig. 64), sur le trajet du nerf branchial (parfois, par spécialisation, sur un ganglion séparé) ; chacun forme une saillie ou fossette épithé-

liale sensorielle (fig. 30). Cet organe sert à l'épreuve du fluide respiratoire. Dans les Lamellibranches, au moins, il a été constaté que cet appareil est innervé par le ganglion cérébral.

D. Otocystes. — Ce sont des invaginations des téguments du pied, encore ouvertes dans les *Nuculidæ* (fig. 91, X). Partout ailleurs elles sont fermées et contiennent des pierres auditives dans l'humeur secrétée par la paroi; sur celle-ci se trouvent des cellules sensorielles et ciliées. L'otocyste reçoit son nerf du ganglion cérébral, alors même qu'il est accolé au ganglion pédieux (fig. 68; 91; 128). Cet appareil manque à l'état adulte dans les formes fixées, sans organe de déplacement; il perçoit les ébranlements du milieu et la résistance qu'il exerce sur l'appareil locomoteur : il sert à l'orientation des mollusques rampeurs, et à la conservation de l'équilibre chez les nageurs.

E. Yeux. — Ils sont normalement céphaliques, au nombre d'une paire, symétriques, situés sur les tentacules ou à leur base; mais ils manquent dans les Amphineures, Scaphopodes et Lamellibranches adultes. Chez ceux-ci il se développe parfois alors des organes visuels sur le manteau : sur toute la surface, chez *Chiton* parmi les Amphineures; sur les bords, chez les *Arcidæ* et les *Pectinidæ*, parmi les Lamellibranches; un Gastropode, *Oncidium*, possède aussi, outre ses deux yeux céphaliques normaux, de nombreux yeux palléaux, sur toute la face dorsale.

a) Les *yeux céphaliques* sont des invaginations tégumentaires pigmentées, ouvertes, sans corps réfringent (*Patella, Nautilus*), avec cristallin (*Trochus* [fig. 31], etc.), fermées, à cornée, et à cristallin intérieur (la plupart des Gastropodes et des Céphalopodes, fig. 131).

b) Les *yeux palléaux* sont composés, sans cristallin intérieur (*Arcidæ*); simples, à cristallin intérieur et à rétine profonde (*Chiton*, fig. 16); simples, à cristallin intérieur et à rétine superficielle (*Pecten*, fig. 92); simples, à cristallin intérieur, à cellules rétiniennes renversées, à nerf optique traversant la rétine (*Oncidium*, fig. 32).

A part les Céphalopodes, et peut-être les Hétéropodes, la vision chez les Mollusques est assez bornée. Chez les formes anophthalmes, il existe néanmoins, comme dans les autres groupes, des perceptions lumineuses par les téguments.

3. **Système digestif.** — La cavité alimentaire a toujours deux orifices : bouche et anus, généralement situés aux deux extrémités

du corps. Mais l'anus peut cependant être ramené en avant par une torsion latérale ou ventrale. Ce système ne fait défaut que dans deux formes parasites intérieures (*Entoconcha*, fig. 63, et *Entocolax*, fig. 62). Le tube digestif est composé de trois parties : 1° l'intestin antérieur ou buccal (ectodermique), qui comprend le premier renflement principal ou cavité buccale, et l'œsophage ; 2° l'intestin moyen (endodermique), constitué par le second renflement principal, ou estomac ; 3° l'intestin proprement dit ou postérieur.

Le premier renflement (cavité buccale) manque dans la généralité des Lamellibranches ; l'œsophage peut présenter diverses formes de renflements accessoires (jabots, etc.).

La paroi intérieure du tube digestif porte, en différents endroits, des formations cuticulaires. Celles-ci sont particulièrement développées à la partie antérieure : autour de la bouche (collier préhensile des *Doris*) et surtout dans la cavité buccale, où il s'en trouve de deux ordres :

1° Les *mandibules*, antérieures : impaire et dorsale (*Patella*, *Succinea*, fig. 33 ; etc.) ; paires et latérales (la plupart des Gastropodes) ; paires, dorsale et ventrale (Céphalopodes, fig. 132) ;

2° La *radule* est caractéristique du groupe des Mollusques et ne manque guère que dans les Lamellibranches, quelques formes isolées de Gastropodes (voir ce groupe) et *Cirroteuthis*, parmi les Céphalopodes. Elle est formée d'un ruban composé de dents chitineuses disposées par rangées transversales, en nombre variable : dans les Placophores, 8 . 1 . 8 ; 2 . 1 . 2 chez les Scaphopodes ; 3 . 1 . 3 dans la généralité des Céphalopodes ; pour les Gastropodes, le nombre varie de l'un à l'autre sous-groupe. Le ruban radulaire sort d'un cœcum buccal postéro-inférieur, dans lequel il est sécrété (fig. 34 ; 68, VIII) et s'appuie sur des pièces paires, cartilagineuses, situées sur le plancher de la cavité buccale et dont la structure vésiculaire est différente de celle du cartilage ordinaire (des Céphalopodes, par exemple).

Le revêtement cuticulaire de l'estomac est surtout développé dans les Lamellibranches (fig. 93) et dans certains Gastropodes, où il est parfois différencié en plaques masticatrices (fig. 71).

Le premier renflement principal du tube digestif (cavité buccale) reçoit, chez les Amphineures, Gastropodes et Céphalopodes, la sécrétion de glandes dites salivaires ; dans le second (estomac), ou tout au commencement de l'intestin, est déversée celle d'une glande digestive importante et volumineuse, le « foie » (ce nom n'impliquant pas

l'identité physiologique avec le foie des Vertébrés), organe acineux, dont les cellules épithéliales, encore très semblables dans les Placophores, se différencient généralement ailleurs en cellules hépatiques proprement dites, cellules à ferment et cellules à calcaire. L'action de la sécrétion de cette glande rend assimilables les albuminoïdes qu'elle peptonise, les fécules qu'elle saccharifie et les graisses qu'elle saponifie.

4. **Système circulatoire.** — Il existe, chez les Mollusques, outre la cavité constituée par le tube digestif, deux autres cavités, tout à fait séparées l'une de l'autre :

1° Celle dite cœlomique, revêtue d'un épithélium continu (exemple : Placophores, Gastropodes, Lamellibranches, Céphalopodes) et communiquant librement avec le dehors ; elle est ordinairement réduite au péricarde (fig. 13, XIII);

2° Le reste de la cavité de segmentation ou blastocèle (fig. 10, I), rétréci entre les organes et continu avec des espaces situés dans le mésenchyme conjonctif des téguments : cette seconde cavité est *entièrement close;* elle est remplie par l'hæmolymphe ou liquide sanguin, et constitue l'appareil circulatoire. Celui-ci possède des parois propres, endothéliales, ou conjonctives, les organes ne baignant pas directement dans le sang.

Le cœur, ou organe central pulsatile du système circulatoire, est situé au dos, dans le péricarde (sauf chez *Anomia* et les Octopodes) et originairement en arrière ; il n'est pas autre chose qu'un vaisseau dorsal (fig. 4, VIII ; 13, XIV) analogue à celui des Annélides, par exemple. Ce cœur, dans les Mollusques actuels, est composé d'un ventricule médian, à parois musculaires et à piliers charnus intérieurs (fig. 38, VII), et de deux ou quatre (*Nautilus*) oreillettes disposées par paires, symétriquement par rapport au ventricule. La communication de chaque oreillette avec le ventricule est simple ou multiple (*Chiton*, fig. 4) et pourvue d'une valvule s'ouvrant dans l'intérieur de ce dernier. Au cas d'une seule paire d'oreillettes, il arrive souvent qu'un de ces deux organes soit très réduit ou nul (la plupart des Gastropodes).

Une ou deux aortes partent du ventricule et envoient le sang artériel dans tout l'organisme. Il existe rarement des ramifications artérielles capillaires (Céphalopodes) ; le plus souvent, il n'y a que des capillaires lacunaires, sans endothélium véritable. Le sang veineux

est ramené dans des espaces plus ou moins étendus (« sinus » à parois conjonctives) ou dans de véritables vaisseaux qui le conduisent aux branchies en passant par l'organe excréteur. La masse entière du sang ne se rend cependant pas aux branchies dans tous les cas, une partie plus ou moins grande passant dans le manteau, d'où elle se rend directement au cœur (un assez grand nombre de Gastropodes : Hétéropodes, Pleurobranches, Nudibranches et la plupart des Lamellibranches).

Le sang est très souvent incolore, sinon légèrement bleuâtre, ce qui est dû à l'hémocyanine, albuminoïde renfermant du cuivre; parfois rouge, ce qui résulte de la présence d'hémoglobine soit dans des corpuscules non amiboïdes (Aplacophores, quelques Lamellibranches), soit dans le plasma (*Planorbis*). Il peut être aussi coloré par des granulations pigmentaires insolubles d'origine étrangère, mangés par les corpuscules (phagocytes) : par exemple, chez les huîtres vertes, *Fasciolaria*, etc. Il y a assez fréquemment, sur le trajet de l'aorte, un organe, « glande lymphatique », à substratum conjonctif, dans lequel des corpuscules sanguins se forment aux dépens de cellules conjonctives (fig. 39, XVII).

Le sang forme approximativement la moitié du poids du corps dans les Lamellibranches (Najades), un sixième dans les Pulmonés terrestres, une vingtième seulement chez le Poulpe. Ce volume relativement énorme du sang (chez les Lamellibranches et les Gastropodes) lui permet de jouer un rôle important dans la turgescence de diverses parties des téguments, surtout chez les Lamellibranches. Il arrive alors que les divers espaces sanguins correspondant aux différents organes turgescibles, sont séparés par des valvules (Lamellibranches : valvule de Keber, — Gastropodes), permettant d'enfermer une masse considérable de sang dans une partie déterminée du corps.

Une portion de l'appareil circulatoire fait généralement saillie dans le milieu ambiant entre le manteau et la masse viscéro-pédieuse, sous forme d'expansions tégumentaires palléales normalement paires. C'est là que le sang s'artérialise au contact du milieu avant de retourner à l'organe central d'impulsion. Cette partie du système circulatoire est souvent considérée comme un appareil spécial, sous le nom d'appareil respiratoire. Elle est constituée par les *cténidies* ou branchies proprement dites, au nombre d'une ou plusieurs paires (deux chez *Nautilus;* six à soixante-quinze chez les Placophores), la

paire unique pouvant être dans bien des cas (avec la paire d'oreillettes habituellement) réduite à un organe impair.

Chaque cténidie est composée d'un axe dans lequel existent deux troncs vasculaires : le premier, afférent, où le courant est centrifuge, communiquant avec un sinus veineux; le second, efférent, à courant centripète, dont l'oreillette n'est que la partie terminale, spécialisée (l'oreillette a l'innervation d'un organe palléal, le ventricule celle d'un organe viscéral proprement dit). Chaque côté de l'axe porte une rangée de filaments respiratoires, généralement aplatis (fig. 3; **140**, XI), de forme variable, dont la cavité communique avec les deux troncs vasculaires (conduits branchiaux afférent et efférent) de l'axe; dans la cavité de ces filaments, le sang vient en contact avec l'air dissous dans l'eau.

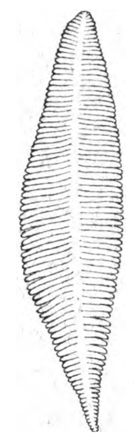


Fig. 3. — Branchie droite de *Nucula*, vue ventralement, grossie.

Cet appareil respiratoire typique peut être spécialisé par complication ou réduction, et finalement disparaître (certains *Neomeniidæ*, les *Dentaliidæ*, Septibranches et un grand nombre de Gastropodes). Le soin d'oxygéner le sang, soit dans l'eau, soit dans l'air, est alors laissé à la surface des téguments palléaux; et il se constitue souvent, dans ce cas (surtout chez les Gastropodes), un organe respiratoire secondaire : « branchies palléales » non homologues aux cténidies, ou un poumon.

5. **Système excréteur.** — Le cœlome est généralement constitué par la poche péricardique. Il communique avec le dehors par les ***néphridies*** (reins) ou directement (chez *Nautilus*).

Les néphridies constituent les organes d'excrétion : ce sont des canaux pairs (quatre chez *Nautilus*, deux dans les autres Mollusques) plus ou moins modifiés (fig. 4, II), s'ouvrant au dehors à la surface de l'enveloppe du corps et intérieurement dans le péricarde (sauf pour le cas du Nautile); l'orifice interne ou péricardique est un entonnoir cilié. Dans le cas d'une seule paire de reins, il arrive souvent que l'un d'eux est rudimenté ou nul : chez la plupart des Gastropodes dont la branchie et l'oreillette du même côté sont aussi atrophiées ou disparues.

Presque tout le sang veineux qui se rend aux branchies passe par les reins (constituant ainsi un système « porte ») : ceux-ci sont, en effet, irrigués par les conduits qui arrivent aux vaisseaux branchiaux afférents, et ces conduits peuvent traverser les reins (branches de la veine cave chez les Céphalopodes, fig. 133, XVI) ou les entourer (Septibranches, fig. 97, XIII). Il en résulte que le sang des branchies ne renferme plus de produits d'excrétion.

La surface du canal excréteur que constitue le rein peut se multiplier beaucoup par plissement, développement de cœcums, etc. Les parois en sont glandulaires sur une étendue plus ou moins grande, formées alors d'épithélium sécréteur dans les cellules duquel s'élaborent les produits azotés de désassimilation extraits du sang. Ces produits sont ensuite rejetés à l'état liquide ou solide; ils varient d'un groupe à l'autre au point de vue chimique : c'est ainsi que dans les Céphalopodes, ils se composent essentiellement de guanine (ni urée, ni acide urique); d'acide urique chez les divers Opisthobranches et Streptoneures (pas d'urée, sauf *Cyclostoma*); d'urée (pas d'acide urique à l'état normal) dans les Lamellibranches.

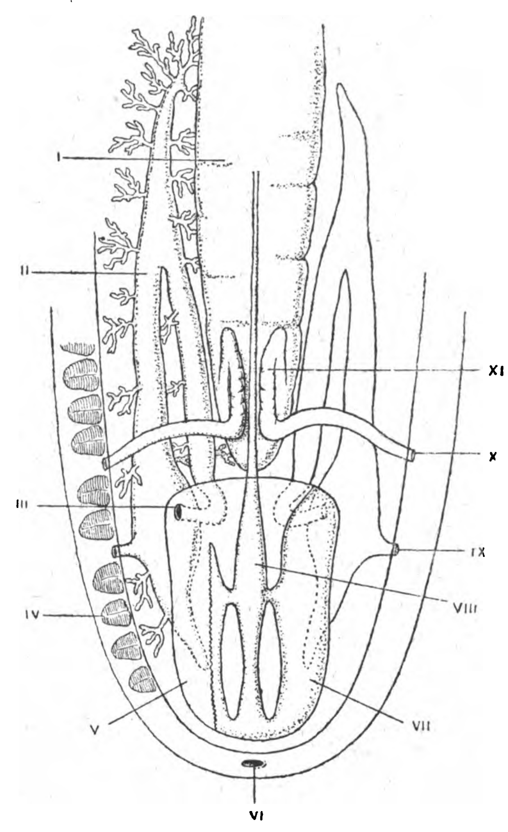


Fig. 4. — Partie postérieure d'un *Chiton* femelle, vu de dos, grossi. — I, glande génitale; II, tube néphridien; III, orifice réno-péricardique; IV, branchie; V, péricarde; VI, anus; VII, oreillette droite; VIII, ventricule; IX, orifice rénal extérieur; X, orifice génital; XI, conduit génital avec partie glandulaire.

La paroi intérieure du rein n'est pas la seule partie de l'organisme pouvant présenter un épithélium excréteur. Dans la cavité péricar-

dique, sur les oreillettes ou dans des expansions du cœlome, il se produit chez divers groupes (Gastropodes, Lamellibranches, Céphalopodes, fig. 133, XI) une spécialisation de l'épithélium constituant la *glande péricardique*, à sécrétion plus acide que celle du rein proprement dit. Cette région glandulaire a une irrigation sanguine analogue à celle du néphridium; et on peut voir dans *Nautilus* l'épithélium rénal et celui de la glande péricardique développés au même point sur le conduit branchial afférent, l'un d'un côté, l'autre de l'autre (fig. 135).

L'eau extérieure ne pénètre pas dans le rein ni, *a fortiori*, dans le péricarde. On a seulement constaté que cette eau peut entrer occasionnellement dans le rein de certains Hétéropodes et Hermæidæ (*Styliger*).

6. **Système reproducteur.** — Les sexes sont séparés dans la généralité des Mollusques. L'hermaphroditisme normal n'existe que dans une famille d'Amphineures (*Neomeniidæ*), une sous-classe de Gastropodes (Euthyneures), trois genres de Streptoneures, un ordre (Anatinacés) et quelques genres et espèces isolés de Lamellibranches. Cet hermaphroditisme n'est pas suffisant, les œufs d'un individu devant être normalement fécondés par un autre individu.

Dans les formes à sexes séparés, il y a souvent un dimorphisme sexuel sensible, qui ne porte pas seulement sur la présence d'un organe d'accouplement, mais sur la plus grande largeur relative des femelles. Chez les Céphalopodes, on a constaté qu'il y a hyperpolygynie, chez certains *Atlanta*, hyperpolyandrie.

Les glandes génitales sont originairement développées aux dépens de la paroi du cœlome (fig. 13, XV); mais elles ne sont plus en communication avec cette cavité que dans les Aplacophores et les Céphalopodes (fig. 133 et 134). Dans ce cas, ce sont des tubes conduisant du cœlome au dehors (reins chez les Aplacophores, fig. 20) qui servent de conduits vecteurs aux produits génitaux. Ailleurs, ces produits tombent directement à l'extrémité intérieure (péricardique) des reins (*Nuculidæ*, fig. 100), ou plus ou moins près de leur orifice extérieur (divers Lamellibranches archaïques, la plupart des Rhipidoglosses). Partout ailleurs, les glandes génitales s'ouvrent extérieurement par un pore qui leur est propre. Dans *Entocolax* (fig. 62), les œufs sortent de l'ovaire par rupture de la paroi de celui-ci.

Les éléments mâles et femelles se développent aux dépens de l'épi-

thélium de la glande génitale, les ovules provenant chacun d'une cellule, les spermatozoïdes, de la division d'une cellule mère ; les œufs des Chitons et des Céphalopodes sont seuls entourés d'un follicule cellulaire (fig. 136). Chez les Mollusques hermaphrodites, les éléments mâles sont mûrs avant les éléments femelles : l'hermaphroditisme est donc protandrique. On n'a guère observé de « progenèse » apparente que dans un « Gymnosome » (*Clione*), où les caractères larvaires sont conservés longtemps. Quant à la parthénogenèse constatée chez des Pulmonés (hermaphrodites), elle est peut-être due à une autofécondation.

7. **Développement.** — 1° *Segmentation.* — L'œuf fécondé des Mollusques se segmente d'une façon inégale. Car, si la première division produit généralement deux sphères égales, dans les stades suivants — ou au moins après le deuxième (fig. 5) ou le troisième (ces premiers stades étant encore réguliers chez des formes comme *Chiton* et *Patella*), — la sphère de segmentation est composée de deux groupes de cellules de grosseur différente : *a*) petites cellules « formatrices » (micromères) et *b*) cellules « nutritives » plus volumineuses (macromères), renfermant des granulations vitellines (fig. 8) et d'autant plus grosses que le vitellus nutritif est plus abondant (ce qui concorde généralement avec une plus grande spécialisation). C'est tout à fait exceptionnellement que la segmentation est régulière (*Paludina*), ce qui est alors une disposition secondaire due à la diminution du vitellus nutritif.

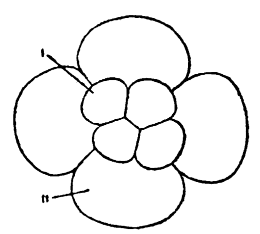


Fig. 5. — Œuf segmenté de *Bithynia*, vu par le pôle formatif, grossi ; d'après Rabl. I, micromères ; II, macromères.

Le nombre des micromères augmente plus rapidement que celui des macromères ; et il y a même des cas (*Dentalium*, fig. 6, Najades, etc.) où il n'y a pendant un certain temps qu'une seule de ces dernières. Les nouvelles cellules formatrices prennent naissance aux dépens de micromères préexistants et — au moins pendant les premières segmentations — de la partie non chargée de vitellus des macromères. Leur nombre, après les premiers stades, augmente généralement en progression arithmétique (Gastropodes, etc.).

Dans la grande majorité des cas, la segmentation de l'œuf est complète ou holoblastique. Les Céphalopodes font seuls exception : la

segmentation y est incomplète ou méroblastique (fig. 139), une très grande partie de l'œuf étant formée de vitellus nutritif qui ne prend pas part à la division. Il y a cependant certains cas (des Gastropodes spécialisés : Rachiglosses [*Nassa*, *Purpura*, *Fusus* (fig. 8)], *Aplysia*, certains Thécosomes, etc.), où il existe déjà aussi une sorte de vitellus distinct, constitué par la partie granuleuse des macromères.

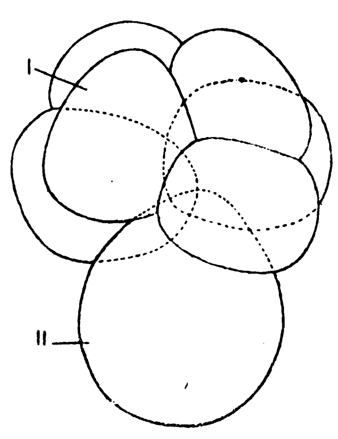


Fig. 6. — Œuf segmenté de *Dentalium*, avec six micromères (I) et un macromère (II), × 200; d'après KOWALEVSKY.

Les deux moitiés (formatrice et nutritive), plus ou moins inégales, de la sphère de segmentation (blastula ou blastosphère) laissent à l'intérieur de l'œuf une cavité de segmentation (*blastocèle*) le plus souvent très réduite, sauf dans certains Lamellibranches : *Cyclas*, Najades, (fig. 104).

Le pôle formatif de l'œuf est indiqué par le point de sortie des « globules polaires » et par la production des premiers micromères; le pôle nutritif lui est opposé; c'est là que se forme l'orifice de la cavité d'invagination, le *blastopore*.

2° *Gastrulation ou formation de la cavité digestive*. — Le résultat final de la segmentation est que les micromères forment entièrement (ou à peu près) l'enveloppe extérieure (*ectoderme*) de l'œuf segmenté et que les macromères en occupent l'intérieur (*endoderme*). Mais le stade ainsi produit (*gastrula*), que caractérise le recouvrement des macromères par les micromères — c'est-à-dire la formation de l'endoderme, — peut être atteint de deux façons en apparence assez différentes :

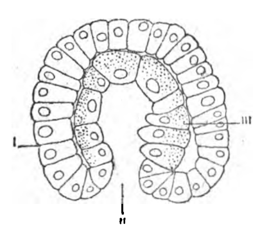


Fig. 7. — Section sagittale médiane d'une gastrula de *Chiton*, × 140; d'après KOWALEVSKY. I, micromères; II, blastopore; III, macromères.

A. — Par *invagination ou embolie* (fig. 7) (mode le plus primitif); la partie nutritive de la blastosphère s'enfonce alors dans l'autre moitié (formatrice), comme il arriverait d'une balle de caoutchouc dégonflée sur laquelle on appuierait le doigt. Ces deux moitiés laissent entre elles la cavité de segmentation encore plus réduite (exemples : *Chiton*, fig. 7; Hétéropodes; Nudibranches; « Ptéropodes » gym-

nosomes et *Limacinidæ;* Pulmonés [sauf *Helicidæ*]; *Dentalium; Ostrea; Pisidium;* Najades, fig. 104). Cette invagination donne naissance à une cavité digestive (*archentéron*), tapissée par l'endoderme et communiquant avec le dehors par le blastopore.

B. Par *épibolie.* — Dans ce cas, les cellules nutritives (macromères) sont devenues — à cause de leur distension par le vitellus qu'elles renferment — trop grosses pour permettre leur invagination dans la couche de micromères de l'œuf segmenté, ou ectoderme. Celui-ci s'étend alors tout autour de cet endoderme et l'enveloppe peu à peu, en laissant au pôle nutritif une ouverture qui est le blastopore (exemples: *Vermetus*, *Janthina*, la plupart des Rachiglosses — *Astyris* (*Columbella*), *Fusus* (fig. 8), *Nassa*, *Purpura*, *Urosalpinx* —, *Acera*, *Aplysia*, Thécosomes (sauf *Limacinidæ*), beaucoup de Lamellibranches : *Modiolaria*, *Pecten*, etc.).

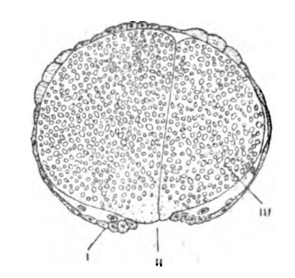


Fig. 8. — Section sagittale médiane d'une gastrula de *Fusus*, × 120; d'après Bobretzky. I, micromères; II, blastopore; III, macromères.

Ces deux processus ne sont cependant différents qu'en apparence et montrent des intermédiaires qui font le passage insensible de l'un à l'autre. En effet, l'invagination parfaite ne se produit que dans le cas de segmentation régulière ou à peu près (*Paludina*, *Chiton*, etc.). Mais, par suite de l'accroissement successif de la quantité de vitellus renfermé dans les sphères nutritives, celles-ci deviennent de plus en plus grosses et ne peuvent s'invaginer que plus tard dans l'ectoderme; de sorte qu'il y a alors, dans certaines gastrula par embolie, un commencement d'épibolie suivi ultérieurement d'invagination des macromères.

Enfin, la segmentation méroblastique ou incomplète (discoïdale) des œufs de Céphalopodes (fig. 139) n'est pas non plus absolument différente de la segmentation totale observée chez les autres Mollusques : elle ne constitue que l'exagération de l'épibolie, par suite du fait que le vitellus constituant la masse principale de l'œuf, et le protoplasma étant resté concentré à un pôle de celui-ci (pôle formatif), l'ectoderme s'est formé en un point limité (disque germinatif ou aire embryonnaire) de la surface du vitellus et ne peut parvenir à envelopper totalement ce dernier.

Aux dépens de la paroi de l'entéron se forme le foie, très générale-

ment par deux diverticules pairs (fig. 24), composés de cellules graisseuses seulement, tant que la nourriture se fait par l'absorption du vitellus;

3° *Formation des orifices du tube digestif.* — L'ouverture de la gastrula (blastopore ou bouche primitive) est fort souvent en forme de fente allongée, exemple : *Patella* (fig. 9), *Bithynia*, Pulmonés (*Limnæa*), *Aplysia*, *Tergipes*, *Elysia*, *Cyclas*, etc. Cette fente se ferme peu à peu d'arrière en avant, ses deux côtés devenant, par leur union, la saillie pédieuse ; ou bien, elle peut être ovale, plus ou moins allongée, avec un sillon antérieur (chez *Paludina*, fig. 10), ou bien encore circulaire, se déplaçant alors peu à peu d'arrière en avant, spécialisation de la fente qui se fermait dans ce sens.

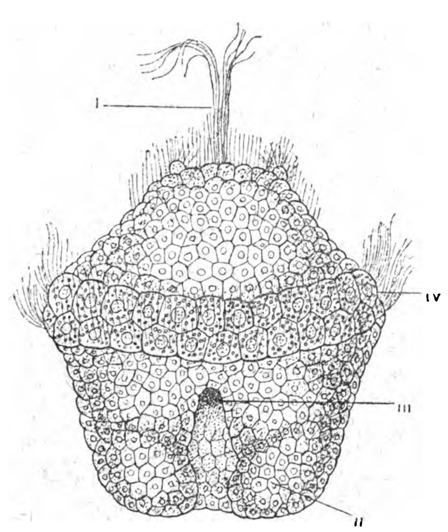


Fig. 9. — Trochosphère de *Patella*, à la 34e heure, grossi ; d'après Patten. I, flagellum, houppe apicale ; II, lobe latéral du blastopore, future moitié du pied ; III, blastopore ; IV, cercle cilié, vélum.

Ce blastopore circulaire ou linéaire se ferme totalement (exemple : *Patella*, *Neritina*, *Bithynia*, *Nassa*, *Aplysia*, divers « Ptéropodes », Nudibranches, *Cycladidæ*, Najades, *Teredo*), ou reste ouvert, quoique se rétrécissant parfois au point de devenir peu visible (*Chiton*, beaucoup de Streptoneures marins — *Vermetus*, *Fusus*, *Natica*, Hétéropodes —, Pulmonés, *Dentalium*, *Ostrea*).

Au point où le blastopore s'est fermé, ou tout autour, s'il est resté ouvert, se produit une invagination de l'ectoderme qui met la cavité digestive (entéron) de la gastrula en communication avec l'extérieur et constitue, dans la généralité des cas, le *stomodæum* ou œsophage; de sorte que si le blastopore reste ouvert, il devient le cardia de l'adulte. *Paludina* seul fait exception ; la partie du blastopore qui reste ouverte devient l'anus (fig. 10, V) et le stomodæum prend naissance à la partie antérieure du sillon blastoporique.

Ultérieurement, une seconde invagination très courte (anale ou *proctodæum*) se produit au point le plus postérieur du sillon blasto-

porique originel, en un point généralement indiqué par deux cellules ectodermiques saillantes; cette invagination perce la partie postérieure de l'archentéron et fait ainsi communiquer l'intestin avec l'extérieur.

4° *Formation du mésoderme.* — L'embryon a ainsi une cavité digestive endodermique et une enveloppe générale ectodermique dont dérivent aussi l'œsophage et l'invagination anale. Mais une troisième assise cellulaire intermédiaire se forme entre ces deux premières, souvent de très bonne heure, dont proviendront les organes situés entre le tube digestif et les téguments : c'est le *mésoderme.* L'origine en est souvent difficile à déterminer, surtout dans les formes très spécialisées; mais dans les cas les plus nombreux et dans ceux où il a une origine bien nette, *le mésoderme provient de l'endoderme* (Placophores, Aspidobranches [*Patella*, *Neritina*], Pectinibranches [*Paludina*, *Bithynia*, *Crepidula*, *Fulgur*, et probablement les Hétéropodes], Opisthobranches [*Clione*, *Chromodoris*], Pulmonés [*Planorbis*, *Limnæa*], *Dentalium*, Lamellibranches [*Pisidium*, Najades, *Teredo*]).

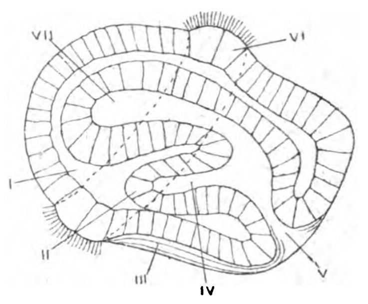


Fig. 10. — Coupe sagittale médiane d'un embryon de *Paludina*, vu du côté gauche, grossi; d'après Erlanger. I, cavité de segmentation (blastocèle); II, mésoderme; III, sillon blastoporique; IV, cœlome; V, partie restée ouverte du blastopore (= anus); VI, velum; VII, entéron.

Le développement du mésoderme a pour but essentiel la production d'une seconde cavité : le *cœlome.* Dans la disposition la plus archaïque, cette cavité se forme par deux diverticules qui se séparent de l'entéron (ou cavité digestive), au voisinage du blastopore (*Paludina*, fig. 10); mais, par spécialisation et condensation embryogénique, ce procédé ne réapparaît plus, et le mésoderme prend naissance d'éléments endodermiques voisins du blastopore, qui s'enfoncent entre les cellules adjacentes, ou bien par délamination de cellules de cette région. La masse de cellules ainsi formées se délamine elle-même en deux feuillets (somatique et splanchnique; exemples : *Chiton*, fig. 11; *Bithynia; Vermetus; Dentalium*, etc.), en formant une cavité (ou deux cavités symétriques : *Cyclas*); c'est la cavité cœlomique. L'extension de cette dernière restreint évidemment la cavité de segmentation primitive ou blastocèle, qui deviendra la cavité du système circulatoire; des éléments méso-

dermiques s'étendent entre l'endoderme et l'ectoderme, pour former le revêtement intérieur de cette cavité circulatoire; par spécialisation, ces éléments peuvent remplir presque complètement le reste du blastocèle, sous forme d'un faux mésenchyme (mésenchyme secondaire ou cénogénétique) qui constitue le tissu conjonctif. Par balancement organique, celui-ci restreint alors le développement du cœlome, qui est généralement réduit au péricarde.

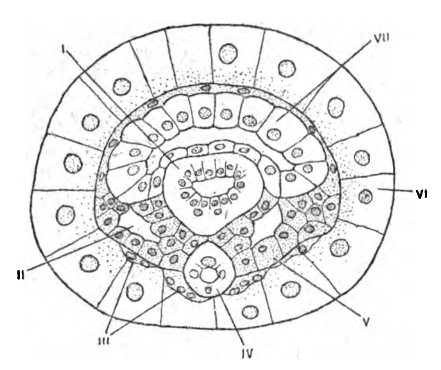


Fig. 11. — Coupe transversale d'un embryon de *Chiton*, passant par le velum, × 200; d'après Kowalevsky. I, œsophage; II, cœlome; III, cordons nerveux; IV, partie antérieure de la cavité buccale; V, mésoderme; VI, cellules ectodermiques du voile; VII, endoderme (estomac).

Il y a donc à distinguer dans l'évolution du mésoderme (voir plus loin, 6°) : *a*) la formation du cœlome et des organes qui en dérivent (excréteurs et reproducteurs); *b*) la formation de l'appareil circulatoire (cœur);

5° *Formation des organes ectodermiques*. — *A*. *Velum*. — Outre les organes tégumentaires proprement dits, persistants (pied, manteau, branchies), et ceux qui dérivent des téguments : système nerveux et appareils sensoriels, etc., l'ectoderme produit aussi un organe locomoteur embryonnaire, résultat d'adaptation produite pendant la vie larvaire : c'est le velum. A l'origine, il constitue un seul cercle cilié, préoral, caractéristique de la « trochosphère », simple ou multiple (fig. 9), limitant un champ qui est la « plaque » apicale ou céphalique. Ce cercle cilié s'étend en faisant saillie sur tout son pourtour : la trochosphère est ainsi transformée en *veliger*, caractéristique des Mollusques (fig. 102); le velum peut alors se diviser en deux lobes latéraux (fig. 12, VI), divisibles à leur tour (*Cymbulia*, fig. 50).

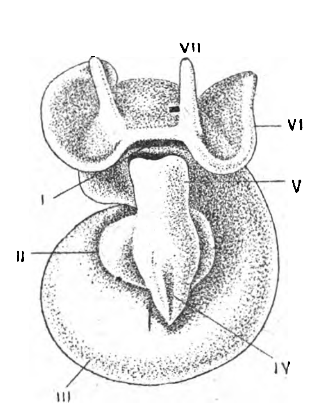


Fig. 12. — Veliger de *Vermetus*, vu ventralement; grossi; d'après Salensky. I, bouche; II, lobe latéral du pied; III, masse viscérale; IV, glande pédieuse postérieure; V, pied; VI, velum; VII, tentacule.

B. Le *pied* n'est autre chose que la saillie des téguments ventraux,

entre la bouche et l'anus. A l'origine, son ébauche est évidemment paire, puisqu'il se forme par la soudure des bords du blastopore allongé (fig. 9).

C. Manteau. — A la face dorsale, vers le pôle formatif, se produit de bonne heure une invagination ectodermique, appelée glande coquillière ou *invagination préconchylienne;* elle est limitée par un bourrelet. Cette invagination est l'origine du manteau, dont le bord est constitué par le bourrelet susmentionné. Celui-ci, en s'étendant, détermine la croissance de la coquille sécrétée par le manteau (fig. 1 et 51). L'invagination s'étale dès l'origine sous forme d'un épaississement palléal (légèrement concave seulement), ou bien s'enfonce, puis s'étale en se retournant ; l'enfoncement est alors causé par la prolifération trop rapide du tissu épithélial au point où commence la formation du bourrelet palléal, et l'invagination se retourne pour commencer à produire la coquille.

Les branchies prennent naissance, sous le manteau, par des saillies tégumentaires sous forme de filaments disposés en série (fig. 103, IV).

D. Système nerveux et organes des sens. — Les centres nerveux naissent séparément, et généralement par épaississement de l'ectoderme. Dans certains cas, cependant, il en est qui se forment encore par invagination (exemple : les ganglions cérébraux — dans l'aire vélaire — chez *Vermetus*, les « Ptéropodes », les Pulmonés stylommatophores (en partie), *Dentalium;* les ganglions cérébraux, pédieux et viscéraux des Najades).

De même, les yeux et les otocystes se développent par épaississement (délamination) ectodermique (y compris les yeux palléaux de *Pecten*) ; mais, dans bien des cas, ces organes naissent encore par invagination : chez divers Gastropodes (*Paludina*, *Bithynia*, *Calyptræa*, *Nassa*, Hétéropodes, *Limnæa*, *Planorbis*), Céphalopodes, ainsi que les otocystes seuls de certains Gastropodes (*Fusus*), des Scaphopodes et des Lamellibranches (*Cyclas*, Najades, *Teredo*).

6° *Formation des organes mésodermiques.* — Le tissu mésodermique donne naissance : *A.* à la paroi épithéliale de la cavité cœlomique ; *B.* au revêtement de la cavité circulatoire et au tissu conjonctif de remplissage interorganique.

A. — Le *cœlome* dont la formation a été indiquée plus haut (4°), est une cavité communiquant avec l'extérieur, à paroi épithéliale différenciée en deux points : *a*) sous forme d'éléments excréteurs (reins) ; *b*) sous forme d'éléments reproducteurs — caducs, par conséquent — (organes génitaux).

a) Les ***reins*** sont produits aux dépens d'une partie du cœlome (péricarde), dans le procédé le plus primitif, ou bien par creusement dans le mésoderme (*Paludina*, *Bithynia*, *Limax*, etc.) en contact avec le péricarde, chacun d'eux étant en communication avec ce dernier et le devenant avec l'extérieur par une invagination ectodermique. (Outre ces reins proprement dits, définitifs ou néphridies, une seconde paire d'organes excréteurs, *larvaires*, a été observée dans divers Gastropodes et quelques Lamellibranches. Voir ces groupes.)

b) Les ***glandes génitales*** proprement dites (gonades) naissent aussi de la paroi du cœlome ou péricarde, chez les Gastropodes (exemple : *Paludina*), Lamellibranches (exemple : *Cyclas*), et Céphalopodes. Cette disposition est conservée chez l'adulte par les Aplacophores (fig. 20) et Céphalopodes (fig. 133); mais ailleurs, les glandes génitales se séparent de la cavité péricardique, pour se mettre en rapport soit avec les reins, soit directement avec l'extérieur. Dans ce dernier cas, une invagination ectodermique rejoint la glande et forme éventuellement les glandes accessoires qui se trouvent sur le conduit génital.

B. *Appareil circulatoire* (*cœur*). — Le cœur se forme d'une partie du blastocèle s'enfonçant dans le péricarde, en en soulevant la paroi, dont une partie devient ainsi celle du cœur (fig. 140).

8. Définition générale. — Pour résumer : Les Mollusques sont, au moins originairement, des animaux à symétrie bilatérale, à *cavités* digestive, cœlomique et circulatoire séparées les unes des autres et sans communication entre elles : la première ouverte au dehors par deux orifices, la seconde communiquant avec l'extérieur par les reins ou néphridies (ou directement, chez *Nautilus*), la troisième entièrement close.

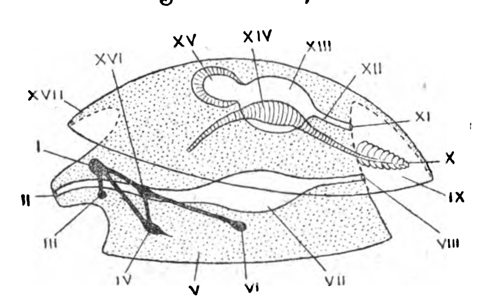


Fig. 13. — Schéma d'un Mollusque, vu du côté gauche. I, ganglion cérébral; II, bouche; III, ganglion stomato-gastrique; IV, ganglion pédieux; V, pied; VI, ganglion viscéral; VII, estomac; VIII, anus; IX, cavité palléale; X, branchie; XI, orifice rénal; XII, néphridie; XIII, péricarde; XIV, cœur; XV, glande génitale; XVI, ganglion pleural; XVII, manteau.

Leur *enveloppe générale* du corps est différenciée en trois régions : *a*) antéro-dorsale ou *céphalique*, réunissant la plupart des organes de la sensi-

bilité spéciale ; *b*) postéro-dorsale ou *palléale*, formant un repli saillant autour du corps, dont la cuticule calcifiée constitue une coquille protectrice et sur la face ventrale duquel se développent des proliférations respiratoires (X, fig. 13); *c*) ventrale ou *pédieuse*, constituée par l'organe saillant locomoteur.

Le *système nerveux* est formé de trois groupes de centres : *a*) supra-œsophagiens, sensoriels ou *cérébraux; b*) infra-œsophagiens, tégumentaires, locomoteurs, *pédieux* et palléaux (*pleuraux*); *c*) deux colliers périœsophagiens, innervant les viscères : α) l'antérieur, entérique ou *stomato-gastrique ;* β) le postérieur ou *viscéral* proprement dit.

Le *développement* présente presque toujours le stade véligère, qui est une trochosphère dont le cercle cilié préoral est devenu saillant, de façon à constituer un « voile » natatoire.

II. — Éthologie.

Les Mollusques sont essentiellement des animaux aquatiques, la plupart marins et un petit nombre d'eau douce; un ordre seulement de Gastropodes et quelques autres formes isolées de ce groupe se sont adaptés à la vie terrestre. Ils sont répandus sur toute la surface de la terre, sous toutes les latitudes, sur les plus hautes montagnes et jusqu'à 5,000 mètres de profondeur sous le niveau de la mer; les zoologistes descripteurs en ont fait connaître environ 25,000 espèces actuelles. Des représentants en existent depuis les terrains paléozoïques les plus anciens.

On observe parmi les Mollusques, souvent dans une même classe, les différents genres de régime alimentaire ainsi que les divers modes d'existence; mais généralement ces animaux sont libres, rampeurs ou nageurs; très peu sont fixés (quelques Gastropodes et Lamellibranches), quelques-uns seulement parasites intérieurs (*Entoconcha* [fig. 63], plusieurs *Eulima*, *Entocolax* [fig. 62], *Entovalva* [fig. 117], quelques autres parasites extérieurs (tous sur des Echinodermes : *Stylifer* [fig. 61], *Thyca*) et commensaux (*Montacuta ferruginosa*, *Modiolaria marmorata*, etc.).

De nombreux cas d'adaptation protectrice et de mimétisme existent dans les divers groupes, les plus remarquables chez les formes nues et colorées (Nudibranches).

L'existence individuelle des Mollusques est ordinairement assez courte : les Streptoneures marins peuvent vivre plusieurs années

(*Littorina littorea*, en captivité, il est vrai, a atteint presque une vingtaine d'années), ceux d'eau douce, trois ou quatre ans (*Paludina*); les Pulmonés sont généralement bisannuels; la plupart des Nudibranches vivent également deux ans ou un peu plus; beaucoup de Lamellibranches sont adultes au bout d'un an (exemples : *Mytilus*, *Teredo*), de deux ans (*Avicula*); *Ostrea edulis* est adulte vers cinq ans, mais (dans les huîtrières) vit jusqu'à dix ans. Les grands *Tridacna* paraissent atteindre au moins un âge analogue (huit ans). Les *Cycladidæ* ne vivent que deux ans, mais les Anodontes sont remarquables par leur longévité : la maturité sexuelle n'arrive pas chez eux avant cinq ans et la croissance continue jusqu'à vingt ou trente ans.

III. — Bibliographie.

Ouvrages traitant de tout ou partie de l'organisation du groupe entier ou de plusieurs classes :

Bronn et Keferstein, Die Klassen und Ordnungen der Weichthiere. Leipzig et Heidelberg, 1862-1866. — Lankester, Mollusca, *Encyclopædia Britannica*, 9th édit., vol. XVI, 1883 (réimprimé dans : *Zoological articles*, London, 1891). — Huxley, On the Morphology of the Cephalous Mollusca (*Phil. Trans.*, 1853) — Von Jhering, Vergleichende Anatomie des Nervensystemes und Phylogenie der Mollusken. Leipzig, 1877. — Spengel, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXV, 1881). — Rössler, Die Bildung der Radula bei den Cephalophoren Mollusken (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLI, 1885). — Milne Edwards, Observations sur la circulation chez les Mollusques (*Ann. d. Sc. nat.*, sér. 3, t. VIII, 1847). — Schiemenz, Ueber die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden (*Mitth. Zool. Stat. Neapel*, Bd. V, 1884, et VII, 1887.) — Lankester, Contributions to the developmental History of the Mollusca (*Phil. Trans.*, 1875).

IV. — Systématique.

L'embranchement des Mollusques comprend cinq classes : *Amphineura*, *Gastropoda*, *Scaphopoda*, *Lamellibranchia* et *Cephalopoda*.

Classe 1 : AMPHINEURA, von Jhering.

Synonymie : *Isopleura*, Lankester; *Aculifera*, Hatschek.

Ces animaux sont reconnaissables extérieurement à leur corps plus ou moins allongé, complètement symétrique, à bouche et anus

situés aux deux extrémités, et à téguments palléaux portant toujours des spicules plus ou moins nombreux.

Le manteau, très développé, recouvre toujours au moins la face dorsale et les côtés latéraux du corps; la cuticule des téguments palléaux renferme toujours des *spicules*. La symétrie extérieure complète se retrouve dans l'organisation intérieure. Le système nerveux est caractérisé par la présence, de chaque côté, de deux cordons nerveux (palléaux et pédieux) et par la commissure postérieure, supra-rectale, des deux cordons palléaux. La cavité buccale ne possède pas de mâchoires, mais présente dans la règle un cœcum radulaire. L'anus et les orifices rénaux sont postérieurs. Le cœur est également postérieur, à ventricule plus ou moins accolé à la paroi dorsale du péricarde.

Les Amphineures sont des Mollusques marins, répandus dans toutes les mers et dans les différentes profondeurs. Leur existence remonte jusqu'à une époque géologique très ancienne. Il en existe deux ordres bien différents : *Polyplacophora*, Blainville, et *Aplacophora*, von Jhering.

1er ordre : **Polyplacophora.**

Par la forme générale de leur corps, ce sont les moins spécialisés des Mollusques; chez eux, le pied occupe toute la face ventrale du corps, et le manteau toute la face dorsale; ce dernier porte huit plaques calcaires transversales; entre le manteau et le pied se trouve, de chaque côté, une rangée plus ou moins longue de branchies. Type : Oscabrion ou Chiton.

I. — Morphologie.

1. **Téguments.** — Le *manteau* recouvre le corps entier, au côté dorsal; son extension en largeur et de haut en bas est en raison inverse de celle du pied. Ce manteau porte une coquille formée de huit plaques en série longitudinale (fig. 17), articulées entre elles, chacune recouvrant partiellement la suivante (sauf chez *Chitonellus*, où elles ne sont pas toutes en contact avec les deux pièces voisines) ; cette disposition permet à l'animal de se rouler en boule. Les parties nues du manteau portent des spicules.

Les deux plaques terminales (première et huitième) de la coquille sont semi-circulaires, et les autres à peu près quadrangulaires. Toutes

peuvent être en grande partie (*Chitonellus*, fig. 18), ou même entièrement (*Cryptochiton*), recouvertes par le manteau. Chaque plaque est formée de deux couches calcaires superposées, bien distinctes (fig. 14), la plus profonde (*articulamentum*), compacte, et la plus superficielle (*tegmentum*), seule visible sur l'animal vivant, percée de nombreux canaux verticaux par lesquels passent des organes sensoriels. Ce tegmentum est une conformation cuticulaire nouvelle,

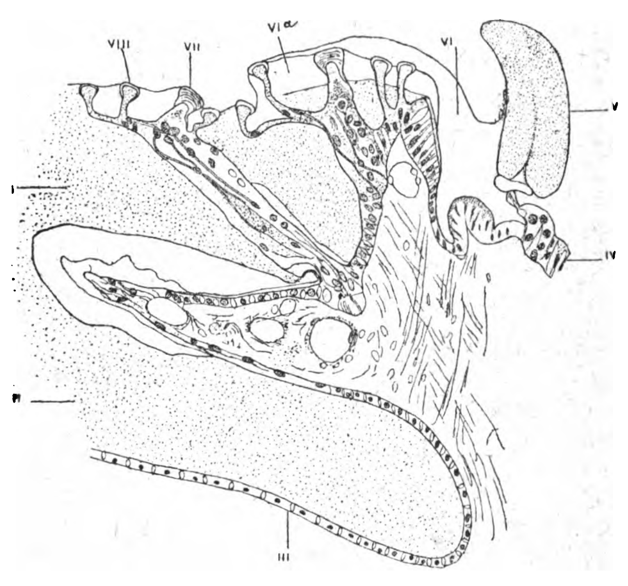


Fig. 14. — Section transversale des téguments palléaux de *Chiton* (région latérale), grossie; d'après Blumrich. I, tegmentum; II, articulamentum; III, épithélium palléal sous-coquillier; IV, épithélium du bord du manteau; V, spicule; VI, cuticule du bord du manteau; VI*a*, périostracum; VII, mégalæsthetes; VII, micræsthetes.

sans correspondant chez les autres Mollusques; elle a pris naissance par les bords du manteau (limbe) venant recouvrir ceux de l'articulamentum; elle s'est finalement étendue sur tout ce dernier et a fait corps avec lui.

Sur presque toutes les parties nues du manteau existent des spicules cornés ou calcaires (fig. 14, V), naissant sur des papilles épithéliales par une cellule matrice.

Le *pied* occupe toute la longueur du corps, de la bouche à l'anus, et forme une surface ventrale de reptation; sa largeur est en raison inverse de l'extension du manteau : il est large dans les Chitons proprement dits (fig. 17), étroit dans *Chitonellus* (fig. 18).

2. Système nerveux et organes des sens. — Il n'y a, pour ainsi dire, pas de concentration en ganglions distincts; mais les gros troncs nerveux sont eux-mêmes ganglionnaires dans toute leur étendue. Il existe deux paires de ces troncs longitudinaux, réunis en avant par une seule commissure ganglionnaire supra-œsophagienne ou cérébrale (fig. 15), antérieure à la masse buccale; les deux cordons ventraux ou pédieux sont joints par de nombreuses anastomoses transversales, sous le tube d-gestif; les deux cordons latéraux ou palléaux sont réunis, en arrière, par une commissure *supra*-rectale.

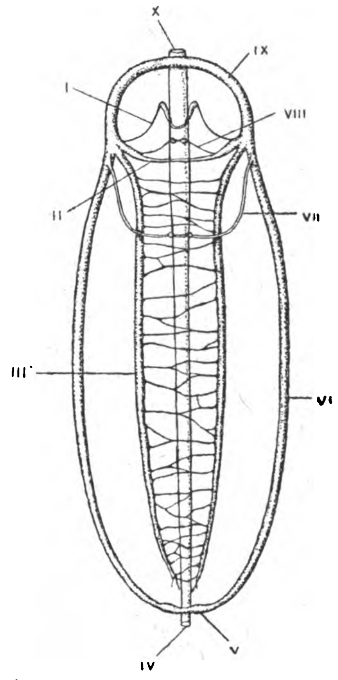


Fig. 15. — **Système nerveux central de *Chiton*, vu dorsalement et grossi ; le tube digestif est représenté schématiquement par un cylindre transparent passant au-dessus de toutes les commissures, sauf la cérébrale et la palléale postérieure ; d'après plusieurs figures de Haller. I, commissure stomato-gastrique ; II, commissure labiale ; III, cordon pédieux ; IV, anus ; V, commissure palléale supra-rectale ; VI, cordon palléal ; VII, commissure viscérale ; VIII, commissure subradulaire ; IX, commissure cérébrale ; X, bouche.**

La commissure cérébrale innerve les palpes, les lèvres et la musculature de la masse buccale; elle est continuée sous l'œsophage par la commissure labiale (fig. 15, II). Les cordons ventraux fournissent les nerfs du pied. Les cordons latéraux innervent surtout le manteau et les branchies et correspondent aux centres pleuraux plus les nerfs palléaux des autres mollusques; de leur partie tout à fait antérieure naît une commissure sous-intestinale (VII), présentant en son milieu une paire de ganglions situés à la partie antérieure de l'estomac : cette commissure est homologue à la commissure viscérale; mais elle est encore peu développée, et une partie des viscères reçoit ses nerfs des gros troncs palléaux. Enfin, la commissure stomato-gastrique, qui est aussi ganglionnaire sur une partie de son étendue, naît vers l'origine de la commissure labiale; elle est récurrente et passe entre la masse buccale et l'œsophage; de la commissure labiale sort encore, plus médialement, une seconde petite commissure infra-œsopha-

gienne, avec une paire de ganglions innervant l'organe subradulaire.

Organes des sens. — La région céphalique est peu différenciée et ne porte pas d'organes de la sensibilité spéciale. Les coins du mufle sont allongés en palpes labiaux, rudiments de tentacules (fig. 17, II).

La cavité buccale présente, sur sa paroi inférieure, des corps gustatifs cyathiformes, innervés par la commissure cérébrale ; en outre, en avant de la radula, sur la paroi ventrale, se trouve (au-dessus d'une paire de petits ganglions) une saillie épithéliale à terminaisons nerveuses : l'organe subradulaire.

Le tegmentum des valves coquillières est traversé par des organes sensoriels palléaux ; ceux-ci sont constitués par des papilles épithéliales, dans lesquelles se trouvent des terminaisons nerveuses, recouvertes d'un capuchon cuticulaire : on les appelle, suivant leur taille, megalæsthetes et micræsthetes (fig. 14). Dans certaines formes de Chitons, des megalæsthetes se sont modifiés de façon à devenir des yeux (fig. 16) : ceux-ci sont formés par une rétine profonde, un cristallin, une cornée calcaire et une enveloppe pigmentée.

Fig. 16. — Section axiale d'un œil de *Chiton spiniger*, grossi ; d'après Moseley. I, nerf optique avec cellules ganglionnaires vers l'œil ; II, pigment ; III, coquille ; IV, rétine ; V, micræsthete ; VI, cornée calcaire ; VII, cristallin.

3. **Système digestif.** — Le canal alimentaire s'étend de l'un à l'autre bout du corps de l'animal (fig. 17, I, bouche ; VI, anus). La bouche conduit dans une cavité buccale, sur la paroi inférieure de laquelle s'ouvre le sac de la radula ; ce sac s'étend en arrière jusque vers l'estomac. Chaque rangée de la radula est formée de dents grandes, solides et de forme différente, au nombre de huit de chaque côté de la dent médiane. La partie antérieure de la radula est appuyée sur une masse cartilagineuse mise en mouvement par de très nombreux muscles. Deux paires de glandes débouchent dans la cavité buccale ; sur les côtés, assez en avant, les glandes salivaires proprement dites, ramifiées, mais peu étendues et à conduit excessivement court ; sur la paroi ventrale, en dessous de l'organe « subradulaire », deux petites glandes juxtaposées.

L'œsophage est assez court. De chaque côté s'y ouvre une vaste poche glandulaire à surface intérieure papillaire.

L'estomac, assez vaste et à parois minces, est environné par le foie. Celui-ci débouche dans l'estomac par des orifices multiples et constitue une glande peu compacte, à acini très divisés.

L'intestin est fort long (les Polyplacophores sont herbivores), recourbé en anses nombreuses; il se termine sur la ligne médiane, entre le pied et le manteau.

4. Système circulatoire. — Le cœur, dorsal et médian, est situé dans un péricarde assez vaste, à la partie tout à fait postérieure du corps. Il est composé d'un ventricule allongé et de deux oreillettes symétriques auxquelles aboutissent les veines branchiales, et qui communiquent chacune avec le ventricule par deux orifices (fig. 4, VII, VIII). Du ventricule naît, en avant, une aorte unique, d'où le sang se rend aux divers espaces interviscéraux.

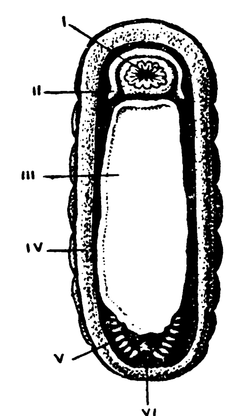


Fig. 17. — *Chiton benthus*, grossi, vu ventralement; d'après HADDON. I, orifice buccal; II, palpe; III, pied; IV, bord du manteau; V, branchies dans la cavité branchiale; VI, anus.

Le sang veineux provenant des diverses parties de l'organisme arrive dans une paire de conduits longitudinaux situés de chaque côté à l'union des bords du manteau au corps (fig. 18, III). Sur cette même ligne de jonction, entre le manteau et le pied, se trouve une rangée de branchies (fig. 4, IV, et 18, IV): celles-ci sont donc disposées symétriquement, en paires multiples (de 6 à 75), soit sur toute la longueur du corps, soit sur les trois ou les deux quarts postérieurs, soit même seulement sur l'étendue correspondant aux deux dernières plaques de la coquille, dans un espace formant alors une petite chambre branchiale (fig. 17, V).

Une branchie est constituée par un axe transversal, portant sur chaque face (antérieure et postérieure) une rangée de filaments branchiaux aplatis (fig. 4, IV). Le sang du conduit longitudinal afférent susmentionné entre dans la branchie par le bord externe ou palléal de l'axe; le sang qui a respiré sort par le côté interne ou pédieux de cet axe et arrive dans un autre conduit sanguin longitudinal (fig. 18, VIII) qui le mène à l'oreillette.

5. Système excréteur. — Il y a deux reins symétriques ; chacun d'eux est formé d'un tube disposé longitudinalement, sur le côté du corps, et replié une fois sur lui-même, de façon à avoir ses deux extrémités en arrière : l'extrémité interne s'ouvre dans le péricarde par un orifice ou entonnoir cilié (fig. 4, III) ; l'externe débouche au dehors, entre deux branchies de la région postérieure. Sur le tube principal, qui présente un renflement en forme d'ampoule vers son extrémité extérieure, s'insèrent de nombreux tubes de plus petit calibre, ramifiés contre les parois du corps, ventralement, latéralement, et entre les viscères (fig. 4, II, et 18, II).

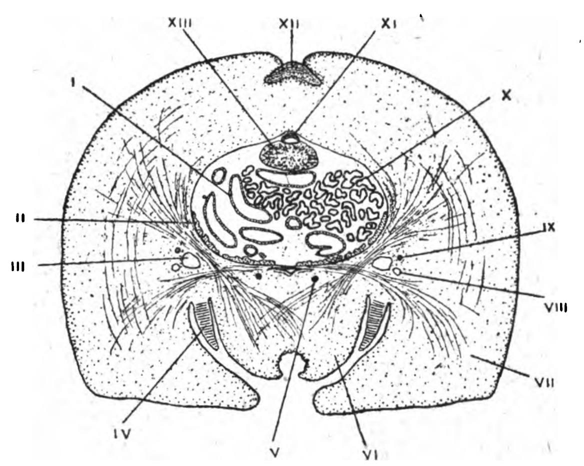


Fig. 18. — Section transversale de *Chitonellus*, passant par le 3e quart ; grossi. I, intestin ; II, rein ; III, vaisseau branchial afférent ; IV, branchies ; V, cordon pédieux ; VI, pied ; VII, bord du manteau ; VIII, vaisseau branchial efférent ; IX, cordon nerveux palléal ; X, foie ; XI, aorte ; XII, valve coquillière ; XIII, glande génitale.

6. Système reproducteur. — Les sexes sont séparés. La glande génitale unique, présentant extérieurement des sillons transversaux, est située dorsalement, entre l'aorte et l'intestin (fig. 18 ; XIII) ; elle s'étend sur presque toute la longueur du corps, jusqu'au péricarde (fig. 4, I). Les conduits génitaux pairs naissent vers la partie postérieure ; ils sont recourbés deux fois sur eux-mêmes et présentent, chez la femelle, un élargissement glandulaire sur leur parcours ; ils s'ouvrent au dehors entre deux branchies de la région postérieure, en avant des orifices rénaux. Les œufs sont des cellules de l'épithélium ovarien qui s'enfoncent sous leurs voisines, puis, par leur croissance, soulèvent celles-ci de façon à s'en former un follicule. Ces œufs pondus ont une coque chitineuse à prolongements épineux ; après leur expulsion, ils sont généralement conservés par la femelle, entre le manteau et les branchies.

7. **Développement.** — L'œuf se segmente complètement et forme une gastrula par invagination (fig. 7); le blastopore ne se ferme pas : il se rapproche peu à peu de l'extrémité antérieure de l'embryon, où se trouve un cercle cilié (voile) avec une houppe ciliée au centre.

Le mésoderme naît de l'endoderme, au voisinage du blastopore, et forme deux couches limitant une cavité générale (fig. 11, II). L'ectoderme qui entoure le blastopore s'enfonce peu à peu et constitue l'œsophage; un diverticule de ce dernier devient le sac radulaire. L'invagination ectodermique anale (proctodæum), mettant l'intestin en communication avec le dehors, ne se produit que fort tard. En avant de la face ventrale, une autre invagination ectodermique forme une grande glande pédieuse qui s'atrophie ultérieurement. Quatre épaississements internes, longitudinaux, parallèles de l'ectoderme (fig. 11, III), constituent les quatre grands cordons nerveux : sur la partie tout antérieure de chaque cordon latéral, se trouve un œil à cavité close, qui disparaît chez l'adulte. La cuticule dorsale s'épaissit dans des enfoncements transversaux, en arrière du voile et, par sa calcification, constitue d'abord les sept plaques antérieures de la coquille, puis, plus tard, la huitième.

8. **Définition générale.** — Les Polyplacophores sont des Amphineures un peu allongés et aplatis, à manteau et à pied rampeur bien développés et aussi longs que le corps; leur manteau porte une coquille formée de huit plaques calcaires plus ou moins complètement articulées entre elles et dont la couche superficielle est perforée de nombreux canaux perpendiculaires renfermant des organes sensoriels; le tube digestif présente un intestin fort enroulé et un foie formant une masse spécialisée; des branchies multiples sont disposées symétriquement entre le pied et le manteau, en deux rangées plus ou moins étendues, à partir de l'anus. Les organes génitaux ont des orifices extérieurs propres.

II. — Éthologie.

Les Polyplacophores sont des animaux marins, rampeurs, apathiques, presque tous phytophages; ils habitent la zone littorale, et aussi les régions plus profondes, jusque vers 4,000 mètres. On les trouve dans toutes les mers (environ trois cents espèces); leurs restes se rencontrent dans presque tous les terrains, depuis le silurien.

III. — Systématique.

Les Polyplacophores ne comprennent qu'une seule famille : *Chitonidæ*, dont les caractères sont, par conséquent, ceux de l'ordre.

Chiton, Linné (fig. 17). — Plaques de la coquille largement visibles : *Leptochiton ;* bords du manteau uniformément recouverts de spicules écailleux : *L. marginatus*, Pennant, Océan Atlantique. *Callochiton ;* branchies seulement sur la moitié postérieure du corps : *C. lævis*, Pennant, Océan et Méditerranée. *Acanthochiton ;* bords du manteau présentant des spicules épineux réunis en faisceaux correspondant aux plaques de la coquille : *A. fascicularis*, Linné, Océan et Méditerranée.

Chitonellus, Lamarck. — Plaques de la coquille peu visibles (fig. 18) et n'étant pas toutes articulées entre elles; pied étroit. *C. fasciatus*, Quoy et Gaimard, Océan Pacifique.

Cryptochiton, Middendorf. — Plaques de la coquille entièrement cachées sous le manteau. *C. Stelleri*, Midd., Pacifique Nord.

IV. — Bibliographie.

Sedgwick, On certain Points in the Anatomy of Chiton (*Proc. Roy. Soc. London*, 1881). — Haller, Die Organisation der Chitonen der Adria (*Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. IV, 1882). — Blumrich, Das Integument der Chitonen (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LII, 1891).

2e ordre : **Aplacophora.**

Synonymie : *Scolecomorpha*, Lankester ; *Solenogastres*, Gegenbaur ; *Telobranchia*, Koren et Danielssen.

Ces animaux, à aspect vermiforme, ont toute l'enveloppe du corps formée par le manteau ; celui-ci est dépourvu de coquille, mais porte de très nombreux spicules. — Type : *Neomenia* (fig. 19).

I. — Morphologie.

Le manteau, qui recouvre le corps entier, porte une cuticule assez épaisse dans laquelle sont implantés des spicules produits par l'épithélium tégumentaire.

Le système nerveux est formé des mêmes troncs longitudinaux

(deux pédieux, deux palléaux) avec les mêmes rapports, que chez les Polyplacophores; mais la commissure supra-œsophagienne porte en son milieu une masse ganglionnaire cérébrale bien différenciée.

Le tube digestif est tout à fait droit (les Aplacophores sont carnivores). Le sang est rouge. Les tubes néphridiens, homologues aux reins des Chitons, débouchent dans un cloaque postérieur, rudiment de cavité branchiale, et servent de conduits génitaux. Les glandes sexuelles débouchent dans la partie antérieure du péricarde.

II. — Éthologie.

Les Aplacophores sont des animaux marins, carnivores, généralement assez lents, habitant les fonds vaseux; leur taille va de quelques millimètres à 12 et 14 centimètres. On ne les rencontre pas dans la zone littorale, mais le plus souvent entre 30 et 100 mètres de profondeur, parfois plus bas et même jusque dans la zone abyssale. On en connaît environ vingt-cinq espèces, des mers boréales, de l'Océan Atlantique, de la Méditerranée et de l'Océan Pacifique.

III. — Systématique.

Il existe deux groupes ou sous-ordres de Aplacophora : les Néoméniens et les Chætodermiens, assez différents pour devoir être examinés séparément.

1er sous-ordre : **Néoméniens.**

Animaux plus ou moins allongés, à revêtement de spicules et à sillon longitudinal ventral. — Type : *Neomenia* (fig. 19).

I. — Morphologie.

1. **Téguments.** — Le manteau s'étend sur les côtés jusqu'au point de recouvrir la plus grande partie de la face ventrale, où il ne laisse libre qu'un étroit sillon longitudinal médian (fig. 19, II). Sa cuticule, souvent fort épaisse, renferme des spicules calcifiés, allongés, portés sur des papilles épithéliales, et souvent aussi (quand elle est très épaisse), des papilles sensorielles.

Dans le sillon ventral, se trouve habituellement une saillie ciliée,

rudiment du pied. A la partie antérieure, celui-ci présente une fossette ciliée, dans laquelle débouche la secrétion d'une grosse glande muqueuse occupant la région antéro-ventrale du corps et correspondant à la glande pédieuse embryonnaire des *Chiton;* tout le long de la saillie pédieuse, se trouvent encore de petites glandes muqueuses.

2. **Système nerveux.** — Une grosse masse cérébrale supra-œsophagienne, formée de deux ganglions accolés, et souvent pourvue de renflements accessoires, se trouve dorsalement, en avant de la masse buccale. De chaque côté, il en sort deux cordons nerveux ganglionnaires, soit immédiatement séparés, soit unis sur une petite étendue (et présentant alors, à leur point de séparation, un ganglion pleural : *Neomenia*) : le plus dorsal est le cordon palléal, le ventral, le cordon pédieux, homologues aux cordons de même nom des Polyplacophores.

Les cordons pédieux possèdent à leur commencement un renflement ganglionnaire; une forte commissure réunit les renflements des deux troncs. Postérieurement, les deux cordons présentent des renflements assez réguliers et des anastomoses transversales; tous les nerfs sortent du côté axial et vont au pied.

Les cordons palléaux sont réunis en arrière au-dessus du rectum, par une commissure sur laquelle est habituellement un ganglion allongé; en outre, chaque cordon est joint au tronc pédieux correspondant par des anastomoses. Parfois, les cordons pédieux et palléal d'un même côté ne s'étendent pas séparément jusqu'à l'extrémité postérieure et sont réunis ensemble, tout en arrière, en un tronc commun (*Paramenia*).

De la masse cérébrale naît une petite commissure infra-œsophagienne antérieure, ou stomato-gastrique, avec deux ganglions vers son milieu.

On ne connaît pas d'organes sensoriels spéciaux, sauf des papilles épithéliales qui s'enfoncent au travers de l'épaisse cuticule de différents genres et un papille dorsale invaginable, située tout en arrière, au-dessus du rectum, sur la ligne médiane, et non recouverte par la cuticule.

3. **Système digestif.** — La bouche est située en avant, au côté ventral; elle est souvent entourée de papilles probablement senso-

rielles et mène dans un pharynx musculeux, parfois protractile, revêtu d'une cuticule assez épaisse : il y débouche les glandes salivaires et la gaîne de la radula. Cette dernière manque dans *Neomenia* et certains *Proneomenia* et *Dondersia;* ailleurs, elle est formée de plusieurs rangées transversales constituées chacune d'une série continue de dents ou de deux pièces séparées. Les glandes salivaires (absentes chez *Neomenia*) sont ventrales, symétriques, s'ouvrant sur un tubercule subradulaire, fusionnant parfois leurs conduits (cette paire correspond aux glandes subradulaires des *Chiton*); il en existe souvent une seconde paire, dorsale ou dorso-latérale, débouchant ensemble au milieu du pharynx.

L'œsophage, ordinairement court, conduit dans un estomac cylindrique, rectiligne, souvent prolongé en avant par un cul-de-sac dorsal; cet estomac présente, de chaque côté, de courts cœcums habituellement symétriques (donnant l'aspect d'une segmentation régulière), à cellules épithéliales secrétoires (hépatiques); la paroi dorsale du tube stomacal est ciliée. L'intestin est droit, court, à parois minces, entièrement ciliées; l'anus débouche dans le cloaque branchial (fig. 20, VII), avec les reins et la glande muqueuse anale.

4. **Système circulatoire.** — Il n'y a pas de vaisseaux différenciés, à parois propres; le sang (qui, au moins dans la plupart des formes est rouge, par suite de la présence d'hémoglobine dans les corpuscules, circulaires ou ovalaires) remplit toute la cavité générale (péricarde excepté); on distingue cependant deux espaces sanguins bien limités : un sinus ventral, entre le pied et le tube digestif, et un sinus tubuliforme dorsal (aorte), dont la partie postérieure constitue un cœur contractile, renfermé dans le péricarde et attaché à sa paroi dorsale (sauf chez *Neomenia* où il est partiellement libre).

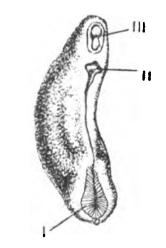


Fig. 19. — *Neomenia carinata*, vu ventralement, grandeur naturelle; d'après HANSEN. I, branchies; II, partie antérieure du sillon pédieux; III, ouverture buccale.

Dans certaines formes (*Neomenia* [fig. 19, I] et *Paramenia*), il existe sur le pourtour intérieur du cloaque ou cavité branchiale, une rangée circulaire de branchies; celles-ci sont des lames ou replis épithéliaux, à cavité communiquant librement avec la cavité du corps (et les sinus sanguins susmentionnés). Dans les formes sans branchies,

le sang veineux du sinus ventral vient en contact avec l'eau par la paroi intérieure de la chambre cloacale ou branchiale et la surface ciliée du pied; chez les formes branchiées, ce sang arrive aux branchies, d'où il se rend au cœur par deux troncs « auriculaires » chez *Neomenia*.

Dans la cavité branchiale s'ouvre une grosse glande muqueuse anale, entre le pied et l'anus.

5. **Système excréteur.** — La cavité péricardique est située en arrière du corps, au-dessus du rectum; sa paroi intérieure est partiellement ciliée (au dos et sur les côtés). Elle communique avec le dehors par une paire de tubes rénaux (fig. 20, III), débouchant

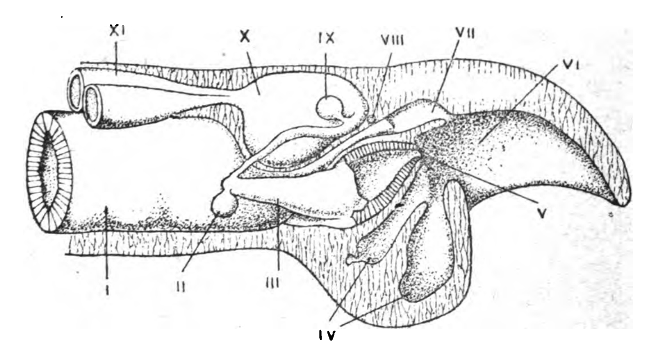


Fig. 20. — Section sagittale médiane de la partie postérieure de *Ismenia*, grossie; d'après PRUVOT. I, intestin; II, diverticule du rein; III, nephridium; IV, poches dans la plus dorsale desquelles débouche la glande anale; V, orifice commun des néphridies; VI, cloaque; VII, rectum; VIII, commissure des troncs palléaux; IX, vésicule séminale; X, péricarde; XI, glande génitale.

extérieurement par une large ouverture commune, dans le cloaque branchial, sous l'anus; comme ceux de *Chiton*, ces tubes se dirigent d'abord en avant, puis sont repliés sur eux-mêmes.

Ces reins sont fort modifiés dans leur structure et leur conformation, par suite de leur rôle de conduit vecteur des produits génitaux; leur paroi intérieure, surtout dans la partie la plus distale (poche commune terminale) est fort glandulaire et constitue un organe secrétant la coque des œufs; en outre, sauf chez *Lepidomenia*, où ils sont forts simples, ces reins présentent sur leur parcours (dans la moitié proximale) une ou deux paires d'appendices cœcaux, dont la plus voisine du péricarde constitue des réservoirs spermatiques (fig. 20, IX).

6. **Système reproducteur.** — Les deux sexes sont réunis sur chaque individu. Les glandes génitales, paires, tubuleuses, sont accolées et s'étendent dorsalement, sous le sinus aortique (fig. 20, XI), tout le long du corps, jusqu'au péricarde; elles débouchent dans ce dernier. Leur paroi intérieure donne, côte à côte, des œufs et des spermatozoïdes : les premiers par la face médiane, les seconds par la face opposée. Ces produits sexuels tombent dans le péricarde dont le revêtement cilié les pousse dehors, par les reins ou néphridies, en séparant les œufs des spermatozoïdes. Sur le trajet des néphridies, des spécialisations de la paroi constituent, comme il vient d'être dit, des receptaculum seminis et une glande sécrétant la coque des œufs. Quelques espèces présentent une paire d'organes excitateurs, à spicules calcaires exsertiles, situés de chaque côté de l'orifice génito-urinaire, dans le cloaque branchial.

7. **Développement.** — L'évolution embryonnaire est encore peu connue; on sait que les œufs, rejetés isolément, se segmentent entièrement et forment une gastrula par invagination, avec blastopore primitivement postérieur. La région antérieure, limitée par une couronne ciliée (velum), porte en son centre une houppe de cils, dont l'un prédomine et constitue un flagellum. La partie postvélaire de l'embryon s'allonge et les cellules ectodermiques commencent à y produire des spicules. Puis le voile disparaît et la face dorsale se couvre de sept plaques calcaires imbriquées, formées de spicules juxtaposées (fig. 21).

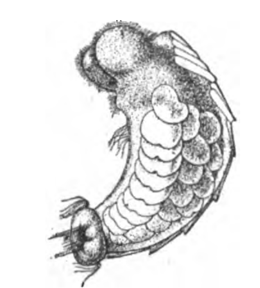


Fig. 21. — Embryon âgé de *Dondersia*, grossi; d'après Pruvot.

8. **Définition générale.** — Les Néoméniens sont des Aplacophores hermaphrodites, à sillon pédieux ventral, à tube intestinal sans foie différencié, et à reins avec ouverture extérieure commune.

II. — Éthologie.

Les Néoméniens sont des animaux marins, mais non littoraux ; ils habitent des fonds vaseux, rampant sur des colonies d'Hydraires ou d'Anthozoaires dont ils se nourrissent, par une profondeur moyenne de 30 à 100 mètres, quelquefois 200 et même 500 mètres. On les a

rencontrés, jusqu'ici, dans les mers boréales, l'Atlantique septentrional, la mer des Antilles et la Méditerranée.

III. — Systématique.

Les Néoméniens ne comprennent qu'une seule famille, *Neomeniidæ*, dont les caractères sont donc ceux du sous-ordre. On en connaît un peu plus de vingt espèces, réparties dans six genres :

Neomenia, Tullberg; des branchies, pas de radula; *N. carinata*, Tullberg (fig. 19), Océan Atlantique nord. — *Paramenia*, Pruvot, des branchies et une radula; *P. impexa*, Pruvot, Méditerranée. — *Proneomenia*, Hubrecht, pas de branchies, cuticule épaisse renfermant des papilles épithéliales; *P. aglaophenia*, Kowalevsky et Marion, Méditerranée. — *Ismenia*, Pruvot, cuticule mince, une éminence ventrale précloacale; *I. ichtyodes*, Pruvot, Méditerranée. — *Lepidomenia*, Kowalevsky et Marion, cuticule mince, radula volumineuse; *L. hystrix*, Kowalevsky et Marion, Méditerranée. — *Dondersia*, Hubrecht, cuticule mince, radule rudimentaire ou nulle; *D. festiva*, Hubrecht, Méditerranée.

IV. — Bibliographie.

Hubrecht, Proneomenia Sluiteri (*Nied. Arch. f. Zool. Suppl.*, Bd. II, 1881). — Kowalevsky et Marion, Contributions à l'histoire des Solénogastres ou Aplacophores. [*Ann. Mus. Marseille (Zoologie)*, t. III, 1889.] — Hansen, Neomenia, Proneomenia und Chætoderma. [*Bergens Mus. Aarsber.*, 1888 (1889).] — Pruvot, Sur l'organisation de quelques Néoméniens des côtes de France (*Arch. d. Zool. Expér.*, sér. 2, t. IX, 1891). — Wiren. Studien über die Solenogastren, II (*K. Svensk. vetensk. Akad. Handl.* Bd. XXV, 1893).

2e sous-ordre : **Chætodermiens.**

Animaux cylindriques, vermiformes, à revêtement de spicules, présentant dans une cavité terminale postérieure, deux branchies feuilletées. — Type : *Chætoderma* (fig. 22).

I. — Morphologie.

1. **Téguments.** — Le manteau recouvre le corps entier, lui donnant ainsi un aspect cylindrique régulier (la moitié postérieure étant seulement un peu plus forte) et vermiforme; l'extrémité postérieure est renflée en forme de cloche et constitue la chambre branchiale

largement ouverte. Le corps a un revêtement uniforme de courts spicules calcaires logés dans la cuticule.

2. **Système nerveux et organes des sens.** — Deux ganglions cérébraux juxtaposés, à renflements accessoires, donnent de chaque côté deux cordons nerveux longitudinaux assez voisins, dont le ventral (pédieux) est plus faible que l'autre (palléal). Dans la partie postérieure, le tronc pédieux s'unit au palléal (comme chez *Paramenia*) et les cordons palléaux sont réunis au dessus du rectum par un ganglion; de celui-ci part une petite commissure périrectale. Les deux cordons pédieux sont anastomosés entre eux et avec les troncs palléaux, au moins dans la partie antérieure. Une petite commissure stomato-gastrique naît des ganglions cérébraux et entoure l'œsophage; elle porte de petits ganglions en son milieu.

Il n'y a pas d'organe sensoriel différencié, à part un enfoncement dorsal postérieur, correspondant à la fossette précloacale des Néoméniens.

3. **Système digestif.** — La bouche est antérieure, tout à fait terminale et entourée ventralement par un petit bouclier arrondi (fig. 22, III); la cavité buccale, dont une partie est légèrement évaginable, porte sur son plancher une seule grosse dent médiane, qui représente la radula. Le canal alimentaire est droit; vers son milieu, il se rétrécit pour former l'intestin; c'est exactement en avant de ce rétrécissement que débouche un foie différencié, sous forme d'un grand sac ou cæcum simple, situé ventralement. L'intestin se termine sur la ligne médiane, dans le cloaque branchial.

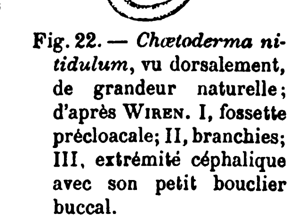


Fig. 22. — *Chætoderma nitidulum*, vu dorsalement, de grandeur naturelle; d'après Wirén. I, fossette précloacale; II, branchies; III, extrémité céphalique avec son petit bouclier buccal.

4. **Système circulatoire.** — Le cœur est situé tout en arrière du corps, dorsalement; il est presque entièrement libre dans le péricarde et traversé par des muscles rétracteurs des branchies. Au surplus, l'appareil circulatoire est fort semblable à celui des Néoméniens.

L'extrémité postérieure du corps est creusée en forme de cloche, à ouverture contractile; elle renferme deux grandes branchies symétriques, (fig. 22, II) portant chacune une double rangée de feuillets, comme celles des Polyplacophores.

5. **Système excréteur.** — De la partie postérieure du péricarde, naissent deux tubes rénaux. Ils sont plus manifestement des organes excréteurs que ceux des Néoméniens : leurs parois sont minces, ciliées, sans différenciation en organes génitaux accessoires. Ces tubes s'ouvrent séparément au dehors, dans le cloaque branchial, de chaque côté de l'anus.

6. **Système reproducteur.** — Les sexes sont séparés; la glande génitale impaire occupe la même situation que les glandes paires des Néoméniens et débouche par un orifice médian, dans le péricarde; les produits sexuels sont expulsés par les reins.

7. — Le développement n'est pas connu.

8. **Définition générale.** — Les Chætodermiens sont des Aplacophores dioïques, cylindriques, sans sillon ventral, à radula formée d'une seule grosse dent, à glande hépatique différenciée en forme de sac unique; leur cœur est perforé par des rétracteurs branchiaux ; leurs deux reins s'ouvrent séparément dans le cloaque branchial où se trouvent deux cténidies bipectinées.

II. — Éthologie.

Les Chætodermiens sont des animaux marins, se nourrissant de Protozoaires, vivant dans les fonds vaseux, depuis 30 mètres de profondeur jusque dans les régions abyssales. On n'en connaît que trois espèces, de l'Atlantique Nord, de l'océan Arctique et du Pacifique.

III. — Systématique.

Il n'y a qu'une seule famille de Chætodermiens : Chætodermatidæ, représentée par un seul genre, *Chætoderma*, Loven, dont les caractères sont, par conséquent ceux du sous ordre. Exemple : *C. nitidulum*, Loven, Atlantique Nord.

IV. — Bibliographie.

Von Graff, Anatomie des Chætoderma nitidulum (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVI, 1876). — Wiren, Studien über die Solenogastren. I. Monographie des Chætoderma nitidulum (*K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl.*, Bd. XXIV, n° 12, 1892).

Classe 2 : GASTROPODA, Cuvier.

Synonymie : *Paracephalophora*, Blainville; *Anisopleura*, Lankester.

Mollusques à organisation asymétrique, où (sauf pour quelques cas exceptionnels) les trois régions du corps sont nettement caractérisées : tête antérieure, pied ventral généralement reptateur, et masse viscérale dorsale, nue ou recouverte d'une coquille d'une pièce. — Type : helix ou escargot (fig. 82).

I. — Morphologie.

1. Téguments et conformation extérieure. — 1° La *tête*, qui est bien développée, forme une masse plus ou moins cylindrique (parfois aplatie: *Voluta*, etc.); elle porte la bouche à l'extrémité antérieure et est pourvue dorsalement d'une paire (Streptoneures; Thécosomes (fig. 71), *Phyllirhoe* (fig. 77); Elysiens (fig. 81); Pulmonés basommatophores (fig. 48); *Athoracophorus*) ou de deux paires de tentacules (la plupart des Opisthobranches et les Pulmonés stylommatophores : fig. 68), constituant ou portant des organes sensoriels. Ces tentacules sont contractiles; chez les Stylommatophores, ils sont invaginables; leur forme varie beaucoup d'un groupe à l'autre; ils se modifient souvent et peuvent même disparaître sans laisser de trace (*Olivella*, *Homalogyra*, certains *Terebra*, *Pterotrachea* : fig. 67); chez la plupart des Bulléens, les deux paires sont élargies et transformées en un bouclier céphalique quadrangulaire (fig. 69) dont les quatre coins correspondent aux sommets des quatre tentacules; la paire unique des *Amphibolidœ*, *Otinidœ*, *Siphonariidœ* et *Gadiniidœ*, très réduite, donne également au-dessus de la tête l'aspect d'un disque aplati. La paire antérieure des *Pleurobranchidœ* (fig. 74), *Tritoniidœ* (fig. 76), *Dendronotidœ*, *Thetyidœ*, etc., est transformée en un voile frontal plus ou moins développé. Les tentacules sont aplatis (*Narica*), fendus [*Pyramidellidœ*, *Solarium* et beaucoup d'Opisthobranches (paire postérieure)], fourchus (*Janthina*, fig. 60, certains Elysiens), plurifide (divers Nudibranches : *Dendronotus*, paire postérieure).

Certaines formes paraissent avoir encore une autre paire de tenta-

cules, situés de part et d'autre de l'ouverture buccale : ce sont les « palpes labiaux », plus ou moins longs, qu'on observe parmi les Streptoneures, chez *Trochus infundibulum*, *Ampullaria*, *Jeffreysia*, *Choristes*, et parmi les Euthyneures, chez divers Pulmonés (*Glandina; Limnœa*, où ils forment une sorte de voile buccal, fig. 48, VI) et Tectibranches.

Parmi les autres conformations céphaliques des adultes, il faut noter encore : les palmettes de nombreux Rhipidoglosses (fig. 58, II) et de *Fossarus*, saillies variées situées entre les deux tentacules; la crête médiane dorsale de *Olivella* et *Janus;* le *pseudopallium*, expansion céphalique entourant toute la coquille, sauf le sommet, dans *Stylifer* (fig. 61).

2° *Manteau et coquille.* — Le manteau recouvre normalement tout le sac viscéral, débordant tout autour et laissant sortir ventralement la tête et le pied ; à la partie antérieure, ou latéro-antérieure (postérieure chez les *Cavoliniidœ* et *Cymbuliidœ*), il comprend entre le corps et lui, une « chambre palléale » (fig. 54), largement ouverte dans les Streptoneures et les Tectibranches, mais à ouverture (ouverture palléale, orifice pulmonaire) rétrécie chez les Pulmonés, par la soudure presque complète du bord palléal à la nuque.

Il est recouvert par la coquille, mais son bord fait un peu saillie au dehors et peut présenter de petits tentacules, des taches pigmentaires et des glandes. Ce bord n'est pas continu dans les formes les plus primitives; il y possède, dorsalement, une fente longitudinale médiane (*Pleurotomariidœ*, *Emarginula*, *Scutum;* la même chose existe encore dans *Siliquaria* et dans *Vermetus* femelle); les bords de cette fente se soudant en un ou plusieurs points, il en résulte un ou plusieurs trous dans le manteau (au-dessus de la cavité palléale) et la coquille (*Fissurella*, *Puncturella*, *Haliotis*, etc.).

Au coin gauche (antérieur) de l'ouverture palléale, le manteau est souvent pourvu d'un allongement en forme de « siphon », ouvert ventralement (fig. 22, 37) servant à l'entrée de l'eau et présentant quelquefois un appendice intérieur (*Volutidœ*); ce siphon est peu développé dans les *Cerithiidœ*, un peu plus dans les *Strombidœ* (fig. 25, VI) et tout à fait chez les *Cassididœ*, les *Doliidœ* et les Sténoglosses. Au côté droit, le manteau présente parfois un tentacule palléal (*Valvata*, *Oliva*, *Strombus :* fig. 25, *Acera*, *Gastropteron*), un appendice bifide chez *Doridium* (fig. 69) et un fort lobe musculaire dans beaucoup de Tectibranches (constituant le « balancier »

chez les Thécosomes). Lorsque le bord du manteau est rabattu sur la coquille, une partie de sa face intérieure devenue aussi externe, peut porter des appendices plus ou moins développés et ramifiés (*Cypræa*). Normalement, cette face intérieure du manteau (sauf chez les Docoglosses) montre dans la chambre palléale, entre le rectum et chaque branchie (et parfois en dehors de cette dernière : certains *Stomatellidæ*), une région glandulaire très différenciée, « glande hypobranchiale » ou glande muqueuse palléale (fig. 40, II) dont il existe deux dans plusieurs Rhipidoglosses : *Haliotis*, *Turbo*, etc., et une seulement, celle de gauche, dans la plupart des Gastropodes à manteau bien développé (cet organe est devenu médian et plus ou moins symétrique dans presque tous les *Cavoliniidæ* et *Cymbuliidæ*).

Les bords du manteau se rabattent fréquemment sur la coquille, de façon à en recouvrir une assez grande partie. C'est le cas dans divers *Fissurellidæ* (*Fissurellidea*, *Emarginula Cuvieri*), *Marsenina;* beaucoup de *Cypræidæ* et *Marginellidæ; Aplysia* et certains *Bullidæ;* divers Pulmonés (certains *Amphipeplea* et *Physa*, *Vitrina*, *Parmarion*, *Hemphilia*, *Omalonyx*). Ces bords peuvent alors se rejoindre, se souder et former un sac renfermant la coquille : celle-ci et la masse viscérale voient alors leur spire s'atténuer ou même disparaître et l'animal paraît nu : *Pupillia*, la plupart des *Lamellariidæ*, *Pustularia*, *Notarchus*, *Doridium* (fig. 69), *Gastropteron*, *Philine*, *Pleurobranchus* (dans lesquels la coquille est souvent peu calcifiée); Limaciens divers. Enfin, la coquille disparaît avec son sac coquillier ; le manteau est alors absolument nu, sans tortillon et il y a retour secondaire à la symétrie extérieure : *Titiscaniidæ* (fig. 59), *Pterotrachea* (fig. 67), *Runcina*, « Ptéropodes » Gymnosomes (fig. 41, 72) et *Cymbuliidæ* (fig. 70), *Pleurobranchœa* (fig. 74), Nudibranches (fig. 24, 76, 78, 81), *Philomycidæ*, *Oncidiidæ*, *Vaginulidæ* (fig. 84). La coquille n'existe dans ce cas que pendant le développement et tombe à la fin de la vie larvaire ; le plus souvent, en même temps, la chambre palléale se réduit (*Pterotrachea*) ou disparaît avec le cténidium, et, sur la face extérieure du manteau ou de l'enveloppe viscérale, prennent naissance des appendices divers : papilles dorsales, « branchies » des Nudibranches (fig. 76, 78, 81), branchie terminale des Gymnosomes (fig. 41). Dans un certain cas où la coquille tombe, il s'en reforme une autre, persistante, recouverte par le manteau (*Lamellaria*, dont la coquille précédente, épineuse, a été appelée *Echinospira*).

Les Gastropodes sont attachés à leur coquille par le muscle columellaire, dont la contraction les fait rentrer dans cette dernière. Ce muscle est en forme de fer à cheval dans les coquilles coniques, asymétrique ailleurs, ovale dans *Haliotis*, à insertion presque linéaire sur la columelle, chez les formes enroulées.

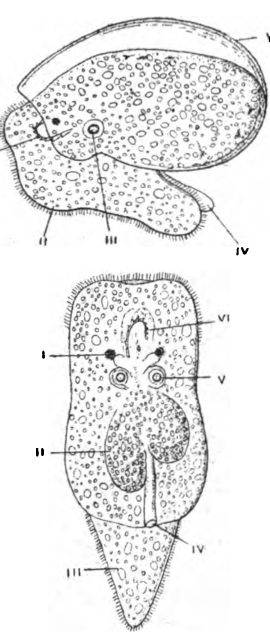


Fig. 23 et 24. — Larves de *Eolis exigua*, × 150 environ; d'après Schultze. 23 (en haut), embryon du 2e jour vu du côté gauche. I, radula; II, pied; III, otocyste; IV, opercule; V, coquille. — 24 (en bas), embryon du 3e jour après la chute de la coquille, vu dorsalement. I, œil; II, foie; III, pied; IV, anus; V, otocyste; VI, radula.

Formation du manteau et de la coquille. — L'aire centrodorsale qui se forme au commencement du développement (glande coquillière) est entourée d'un bourrelet qui s'étend peu à peu sur le sac viscéral, y secrétant la coquille; parfois un sac palléal se referme sur celle-ci, puis se rouvre (*Clausilia*). Cette coquille est épaissie intérieurement par la surface extérieure du manteau, mais ne s'accroît que par le bord de ce dernier, où se trouvent des glandes spéciales qui entrent en régression quand l'animal arrive à l'état adulte. C'est seulement vers cette époque que la bouche de la coquille s'entoure d'un bourrelet ou se retrécit souvent de diverses façons, formant, par exemple, l'ouverture linéaire des *Cypræa* et *Cavolinia*.

Le sac viscéral, avec le manteau et la coquille qu'il porte, est toujours enroulé, au moins dans le développement (pour les formes à coquille conique comme *Patella*, *Fissurella* et pour divers Gastropodes nus). L'enroulement, à partir du point initial ou sommet, est dextre (quand la coquille, regardée du côté de la spire, avec la bouche en bas, a celle-ci à droite) ou sénestre (quand, dans les mêmes conditions, la bouche est à gauche) le plus souvent dextre; il est en rapport (quand le sens n'en est pas dénaturé par hyperstrophie — voir plus loin) avec celui de l'asymétrie : c'est-a-dire que l'enroulement sénestre correspond complètement au *situs inversus viscerum* d'un Gastropode à enroulement dextre; on peut le voir dans les genres *Triforis*, *Læocochlis*, *Actæonia*, *Clausilia*, *Physa*, *Planorbis*; dans

certaines espèces de *Bulimulus*, *Helicter*, *Vertigo*, *Ariophanta* (*Nanina*), *Ancylus*, *Diplommatina*, *Pyrula*, *Neptunea*, ou encore dans certains individus (tératologiques) de *Buccinum undatum*, *Neptunea antiqua*, *Limnœa stagnalis* (où la monstruosité a été parfois reconnue héréditaire), *Helix*, *Arion* et divers autres Pulmonés.

Mais il existe aussi des formes où l'enroulement est hyperstrophe, c'est-à-dire où les tours qui forment la spire étant très peu saillants, cette dernière en s'aplatissant davantage est devenue finalement rentrante et s'est tranformée en un faux ombilic ; en même temps, ce qui correspond à l'ombilic des formes enroulées normalement, est devenu saillant et a constitué une fausse spire : l'enroulement *paraît* alors sénestre et l'asymétrie de l'organisation est restée dextre : *Lanistes*, « Ptéropodes » enroulés — ou réciproquement : certains *Planorbis* scalariformes (déroulés tératologiquement) et des formes voisines, *Choanomphalus* et *Pompholyx*.

On observe parfois que la spire suivant laquelle se fait l'enroulement change de nature ou de sens après les premiers tours larvaires ou que la direction de ceux-ci fait un certain angle avec celle des tours suivants : *Tornatina*, *Melampus*, *Pyramidellidœ*, *Mathilda*, *Solarium*. La même chose peut se voir pour l'extrême portion du dernier tour, par exemple dans certains Héliciens : *Anostoma*. Il arrive aussi qu'au bout d'un certain nombre de tours, la masse viscérale paraisse se dérouler plus ou moins complètement et se continuer par une spirale beaucoup moins serrée, en ligne légèrement courbe ou même presque droite : *Vermetus*, *Magilus*, *Cyclosurus*, *Cœcum*.

La portion de la coquille séparant les tours successifs du tortillon viscéral peut être résorbée dans certains cas : beaucoup d'*Auriculidœ*, quelques *Nerita*, etc., ce qui entraîne la concrescence des spires du sac viscéral ou même l'absence secondaire d'enroulement de celui-ci (plusieurs *Auricula*). Il peut arriver, au contraire, que l'animal se retire des premières portions de sa coquille enroulée et s'en sépare par une cloison ou septum transversal et que cette opération soit même répétée plusieurs fois : *Vermetus*, *Turritella*, *Cœcum*, *Truncatella*, *Tritonium*, *Cuvierina*, etc., il se produit parfois alors un troncature et la perte de la partie ultra-septale ou bien le remplissage par du calcaire, des premiers tours (*Magilus*).

Dans le dernier tour de la coquille des *Clausilia*, existe une pièce accesoire (*clausilium*) naissant intérieurement de l'axe columellaire

par un support élastique, obturant la coquille quand l'animal est rentré, mais que celui-ci peut repousser contre l'axe, lorsqu'il veut sortir.

Certaines formes testacées non operculées (Pulmonés stylommatophores, quelques *Planorbis*) secrètent pendant l'hibernation ou l'estivation, une fermeture fixe, « épiphragme », calcaire ou glutineux, perméable à l'air.

Chez plusieurs Gastropodes nus à l'état adulte, il se développe dans le tissu conjonctif du manteau, des spicules calcaires assez volumineux : Pleurobranchiens, Nudibranches (exemple Doridiens), ou une pseudoconque conjonctive sous-épithéliale : *Cymbuliidæ* (fig. 70).

3° *Pied.* — Normalement et primitivement il constitue une puissante masse musculaire ventrale, à surface inférieure reptatrice. Mais cette forme est modifiée par différentes conditions d'existence :

Dans les Gastropodes sédentaires, il y a atrophie : réduction à une

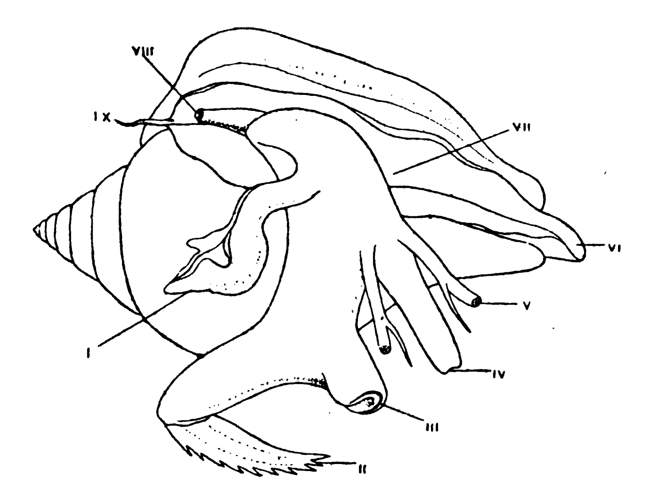


Fig. 25. — *Strombus* mâle, vu ventralement, du côté droit; d'après Souleyet. I, pénis; II, opercule; III, sillon du bord antérieur du pied; IV, bouche; V, œil; VI, siphon; VII, ouverture de la chambre palléale; VIII, anus; IX, filament palléal.

simple saillie discoïdale chez les *Vermetus* et les *Magilus*, fixés, et à un petit appendice chez *Thyca* et *Stylifer* (fig. 61), parasites; — dans les nageurs, il y a aplatissement latéral, donnant lieu à la formation d'un lobe natatoire vertical, chez les Hétéropodes (fig. 64, 67),

ou bien disparition du pied, en tant qu'organe différencié : *Phillirhoe* (fig. 77); dans les sauteurs, il y a également aplatissement latéral, la surface ventrale n'étant plus aplatie que tout en avant : *Strombidæ* (fig. 25).

La surface de reptation est souvent divisée par un sillon longitudinal médian : par exemple, chez *Trochus*, *Stomatella*, *Phasianella*, *Littorina*, et surtout *Cyclostoma* (où chaque moitié du pied agit alternativement dans la marche). Un sillon transversal dans la moitié antérieure existe chez les *Olividæ*, *Pomatiopsis*, beaucoup d'*Auriculidæ*, *Otina* et *Cyerce*.

Certaines parties du pied se différencient parfois d'une façon particulière :

Les deux angles antérieurs sont prolongés en tentacules, chez *Cyclostrema*, *Valvata*, *Choristes*, *Olivella*, *Eolis*, etc. Sous le mufle, au dessus du bord antérieur du pied, une petite languette fait saillie chez *Capulus;* au même endroit, deux tentacules symétriques sont insérés (de part et d'autre de l'ouverture d'une glande supra-pédieuse) chez *Vermetus*.

Le bord antérieur du pied (qui présente souvent une multitude de petites papilles tactiles : *Trochus*, etc.) porte parfois, entre la bouche et lui, une saillie qu'on a appelée « mentum », chez les *Pyramidellidæ*, et qui existe aussi chez *Vermetus*, sous l'orifice de la glande supra-pédieuse. La région antérieure toute entière se relève un peu sur la tête, formant ce qui est nommé « propodium », chez diverses formes fouisseuses; elle est distinctement séparée du reste du pied chez les *Harpidæ* (par un étranglement) et chez les *Olividæ* (par un sillon transversal). Ce propodium est surtout développé dans les *Naticidæ*, où il se rabat entièrement sur la région céphalique pour aider dans le fouissage (fig. 26).

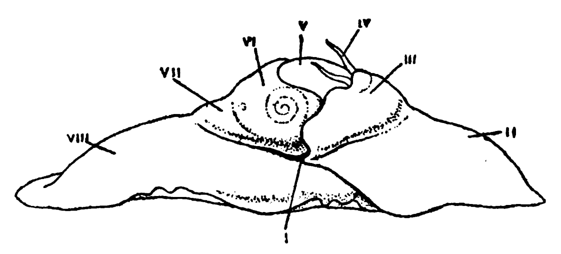


Fig. 26. — *Natica Josephina*, en extension, vu du côté droit; d'après Schiemenz. I, orifice d'expiration; II, propodium; III, partie du propodium rabattue sur la coquille; IV, tentacule; V, coquille; VI, partie postérieure du pied rabattue sur la coquille; VII, partie sous laquelle est l'opercule; VIII, partie postérieure du pied.

Les bords latéraux du pied s'étendent en forme de nageoires (para-

podies) chez certains *Olividæ* et surtout chez de nombreux Opisthobranches : Bulléens (*Gastropteron*, *Acera*, etc.), « Ptéropodes », *Aplysia*, *Notarchus* (où ces deux lobes se sont rejoints au-dessus du corps, autour duquel ils forment un sac ouvert en avant (fig. 27), dont les contractions chassent l'eau et en font ainsi un organe locomoteur).

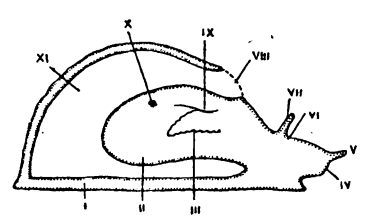


Fig. 27. — Diagramme de *Notarchus*, vu du côté droit. I, face ventrale du pied ; II, masse viscérale ; III, branchie ; IV, ouverture buccale ; V, tentacule antérieur ; VI, œil ; VII, tentacule postérieur ; VIII, ouverture du sac parapodial ; IX, manteau ; X, anus ; XI, cavité du sac parapodial.

La région postérieure est souvent séparée en région distincte, operculigère, dans les *Strombidæ* (fig. 25), *Xenophorus*, *Atlantidæ* (fig. 64) ; certains *Marginellidæ* portent un lobe postérieur dorsal discoïde ; l'extrémité postérieure présente chez la plupart des *Nassidæ* deux tentacules, parfois bifurqués, et chez *Phos*, un seul filament délié, et celle de *Pterotrachea*, un long appendice filiforme, contractile, portant plusieurs renflements annulaires (fig. 67); le lobe postérieur du pied de *Cymbulia* est terminé aussi par un long appendice en forme de fouet (fig. 70).

Les côtés latéraux du pied montrent assez souvent, à mi-hauteur, une saillie (*épipodium*) régnant de la région céphalique à l'extrémité postérieure du pied. Cette saillie existe surtout bien développée chez divers Rhipidoglosses (fig. 58), — où elle peut porter des appendices plus ou moins longs, des organes sensoriels, des taches pigmentées, mais n'ayant rien de la structure des yeux, et où sa partie antérieure constitue souvent un lobe cervical, — chez les *Rissoidæ*, *Litiopa*, *Janthina*, etc. *Paludina*, *Ampullaria*, *Calyptræa* gardent une partie antérieure de l'épipodium sous forme de lobes cervicaux.

Glandes pédieuses. — La surface du pied présente normalement une grande quantité de glandes muqueuses unicellulaires ; mais très souvent, il y existe des invaginations tégumentaires appelées « glandes pédieuses », où ces cellules sont particulièrement accumulées ; les principales de ces invaginations sont les suivantes :

a) Le *sillon du bord antérieur du pied* (fig. 25), dans lequel débouchent les glandes dites labiales et qui se continue souvent par un assez long canal. Cette « glande pédieuse antérieure » est très généralement répandue dans les formes aquatiques rampantes de

Streptoneures (fig. 28, IV) et d'Opisthobranches et secrète le mucus qui lubréfie la surface du pied et aide à la reptation, soit au fond, soit à la surface de l'eau.

b) La « *glande supra-pédieuse* », qui s'ouvre sur la ligne médiane, entre le mufle et le bord antérieur du pied et qui existe surtout dans quelques Streptoneures fixés (*Vermetus*, *Hipponyx*) et dans des formes terrestres : *Cyclostoma* et Pulmonés (fig. 68). Elle est souvent très profonde, s'étendant sur presque toute la longueur du pied, à parois plissées et ciliées ventralement chez la plupart des Pulmonés.

Fig. 28. — *Conus lineatus*, dans sa coquille, vu ventralement; d'après SOULEYET. I, orifice de la glande pédieuse; II, manteau et ouverture de la cavité palléale; III, opercule; IV, glande pédieuse antérieure; V, œil et tentacule; VI, siphon; VII, bouche.

c) Le *pore pédieux ventral*, situé sur la ligne médiane dans la moitié antérieure du pied, est l'ouverture d'une cavité plus ou moins grande, souvent ramifiée, dans laquelle débouche le produit de secrétion des glandes de la sole ou glandes pédieuses proprement dites. Cet organe est comparable à la cavité byssogène des Lamellibranches, et existe chez *Cyclostoma* (où il est composé de tubes multiples), chez *Cyprœa*, *Tritonium*, *Cassis*, et un grand nombre de Sténoglosses, *Fusidæ*, *Turbinellidæ*, *Nassa*, *Murex*, *Olividæ*, *Marginellidæ*, *Conidæ* (fig. 28, I), où il était pris autrefois pour un « pore aquifère ».

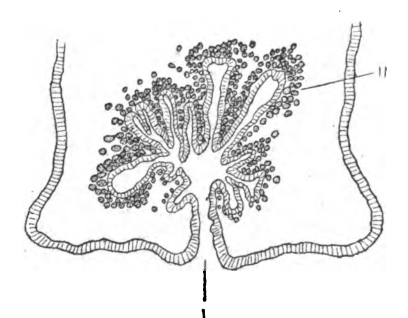


Fig. 29. — Coupe transversale du pied de *Conus*, grossi; d'après HOUSSAY. I, pore pédieux ventral, menant dans la cavité plissée où débouchent les glandes II.

d) Les *glandes postérieures* :

α. Dorsale, surtout répandue dans les Gastropodes terrestres : Pulmonés et certains *Cyclostomatidæ ;* elle y est souvent surmontée d'une protubérance corniforme, simple ou multiple : *Ariophanta*, *Plectrophorus*, *Orpiella*, *Dermatocera ;*

β. Ventrales, localisation de glandes dermiques, chez divers Opisthobranches : sans invagination sensible, *Pleurobranchidæ*, *Pleu-*

rophyllidiidæ; avec invagination en forme de long canal, *Gastropteron.*

Le produit de secrétion des glandes pédieuses se solidifie quelquefois au contact de l'air ou de l'eau et sert à l'animal pour se soutenir : chez certains *Limax*, *Litiopa*, *Cerithidea*, etc., sous forme de filaments; chez les *Janthina* des deux sexes, vivipares ou non, sous forme de flotteur dans lequel sont emprisonnées des bulles d'air, recouvrant la face inférieure du pied, et sous lequel flotte l'animal (fig. 60).

Le bord ventral de la nageoire pédieuse des Hétéropodes, réduit à une vraie crête, porte, au moins chez le mâle, une invagination constituant une ventouse (fig. 64). Mais dans aucun Gastropode, le pied ne présente de « pore aquifère », dans le sens attaché autrefois à ce mot. Certaines formes pourtant (au moins les *Naticidæ*) possèdent dans le pied un système d'espaces aquifères, entièrement séparées de l'appareil circulatoire et permettant d'enfler le pied (fig. 26) pour aider à fouir.

La partie postérieure dorsale du pied porte très souvent, parfois sur une expansion distincte, qui dans *Natica* recouvre une partie de la coquille (fig. 26), une pièce solide, l'*opercule*, destinée, lorsque l'animal se retire dans sa coquille, à fermer l'ouverture de celle-ci. L'opercule existe dans presque tous les Streptoneures testacés adultes et, dans le développement, chez tous ceux qui en manquent à l'état adulte : par exemple, chez *Patella*, *Fissurella*, *Calyptræa*, *Janthina* *Carinaria*, etc. (mais pas dans la larve de *Stylifer*). Les Streptoneures nus ont également dans le développement une coquille operculée (*Entoconcha*, *Pterotrachea*, *Firoloides*).

Mais, parmi les Euthyneures adultes, il n'y a que *Actæon* et *Limacina* (Opisthobranches) et *Amphibola* (Pulmoné) qui en soient pourvus. Cependant, tous les autres, même les nus (*Pleurobranchæa*, Nudibranches, *Cymbuliidæ*), ont une coquille operculée pendant la vie larvaire (fig. 23, 50); ne font exception que quelques formes très spécialisées à coquille peu développée, interne ou nulle : Pulmonés (sauf *Auriculidæ*, *Siphonaria* et *Gadinia*, operculés pendant le développement), « Ptéropodes » : *Cavoliniidæ*, Gymnosomes.

L'opercule peut être, chez l'adulte, présent ou absent dans le même genre : *Stomatella*, *Vermetus*, *Voluta*, *Mitra*, *Pleurotòma*, *Conus*. Il peut manquer dans certains individus d'une même espèce (*Volutharpa ampullacea*) ou être normalement caduc chez les individus très adultes (*Limacina helicina*).

La constitution de l'opercule varie beaucoup suivant les groupes : il est plus habituellement corné, quelquefois corné et revêtu d'une mince couche calcaire : *Liotia* parmi les *Delphinulidæ*, *Cistula*, parmi les *Cyclostomatidæ*; enfin, il est entièrement calcaire dans les *Turbinidæ*, *Neritidæ*, etc. Au point de vue de la conformation, il est originairement spiralé (fig. 55), et dans ce cas, sa spire est inverse de celle de la coquille (y compris *Atlanta*), sauf dans les formes hyperstrophes (Thécosomes enroulés, fig. 50), — concentrique, imbriqué et écailleux (fig. 25), à apophyse latérales (*Nerita*), etc.

2. Système nerveux et organes des sens. — 1° Le *système nerveux*, dont on ne connaît plus de trace chez *Entoconcha* et *Entocolax* adultes, présente dans les Gastropodes les mêmes centres (cérébraux, pédieux, pleuraux, viscéraux, stomato-gastriques, fig. 2) que celui des autres Mollusques; mais la disposition des centres y est toujours caractérisée par l'asymétrie, spéciale aux centres viscéraux ou aux nerfs qui en sortent (asymétrie résultant de celle des organes viscéraux).

La disposition la plus primitive est caractérisée par l'absence de concentration des ganglions : les centres cérébraux sont situés vers les côtés de l'œsophage et séparés par une longue commissure (fig. 2); les centres pédieux constituent de longs cordons ganglionnaires (Aspidobranches, *Paludina* et quelques autres Pectinibranches : *Cyclophorus*, *Cypræa*); les centres innervant des téguments palléaux (ganglions pleuraux avec leurs nerfs palléaux) sont encore en contact intime avec la partie antérieure des cordons pédieux (Rhipidoglosses *Ampullaria*, *Cyclophorus*); la commissure viscérale est assez étendue, avec des centres éloignés (tous les Streptoneures et les Euthyneures les moins spécialisés).

Par spécialisation, les centres cérébraux se rapprochent l'un de l'autre; les centres pleuraux deviennent voisins des cérébraux et se fusionnent même avec eux, dans la plupart des Pectinibranches (y compris les Hétéropodes) et dans les « Ptéropodes » Thécosomes et dans *Actæon* ; les ganglions pédieux se sont concentrés antérieurement en masses plus ou moins globuleuses (fig. 55); les différents centres de la commissure viscérale, par suite du raccourcissement de celle-ci, se sont rapprochés (la plupart des Euthyneures) et viennent même en contact, formant entre les deux ganglions pleuraux une chaîne de plusieurs centres accolés (fig. 68); finalement, tous les ganglions s'accolent intimement et se localisent même vers la face dorsale de

l'œsophage (beaucoup de Nudibranches, fig. 75, disposition poussée à l'extrême dans *Tethys*).

La commissure viscérale est normalement tordue et croisée chez tous les Streptoneures (fig. 2, 55); mais chez les Euthyneures, où presque toujours cette commissure est concentrée dans la région céphalique, sa torsion est nulle (*Actæon* excepté). — Pour l'innervation, voir la partie générale sur les Mollusques; pour les dispositions spéciales, voir les deux sous-classes.

2° *Organes des sens.* — *A*. La *sensibilité générale* a son siège dans les téguments, mais elle est plus particulièrement localisée dans la région antérieure (tête, bord du pied) et sur des parties spécialisées en appendices tactiles variés : tentacules céphaliques (paire antérieure des Euthyneures tétratentaculés), palpes labiaux, qui portent une rangée de tubercules chez certains Pulmonés (fig. 68), tentacules pédieux (Rhipidoglosses, qui y montrent à la base des organes sensoriels ciliés; *Vermetus*), appendices palléaux (papilles dorsales des Nudibranches, etc.).

B. Les *organes olfactifs* proprement dits ou rhinophores sont constitués également par des tentacules céphaliques (la paire postérieure chez les Euthyneures tétratentaculés), soyeux dans beaucoup de Rhipidoglosses : *Scissurella*, *Haliotis*, *Trochus*, *Gena*, *Mölleria*, *Cyclostrema*, etc.; le nerf « olfactif » y donne à la surface des ramifications très nombreuses arrivant à des cellules olfactives; très souvent (Pulmonés terrestres, la plupart des Opisthobranches, *Cyclostoma*, *Xenophorus*), ces ramifications partent d'un ganglion terminant le nerf olfactif.

Les terminaisons olfactives sont fréquemment localisées dans l'épithélium plus élevé de l'extrémité terminale du tentacule ou dans un sillon creusant la surface de ce dernier (*Pyramidellidæ*, *Solarium*, beaucoup d'Opisthobranches, où cette « cavité olfactive » présente encore une multiplication de surface par la formation de nombreux plis transversaux parallèles entre eux). La sensibilité olfactive des Pulmonés (*Arion*) s'exerce jusque vers deux mètres; celle de certains Streptoneures marins carnassiers, à une plus grande distance.

C. L'*osphradium*, organe sensoriel de la cavité palléale ou respiratoire, se rencontre sous diverses formes et n'a disparu que chez les *Helicinidæ*, *Cyclophoridæ*, Pleurobranchiens (où cependant il y a encore un réseau nerveux osphradial le long du support branchial : *Umbrella*), Nudibranches et Pulmonés stylommatophores (où il n'en

existe que des traces dans l'ontogénie, *Limax*, et où il se conserve, mais très peu développé, dans *Testacella*), donc chez la plupart des formes aériennes et des formes aquatiques sans cavité palléale.

Il est constitué par une région spéciale d'épithélium, généralement élevée et ciliée, où il y a accumulation de cellules sensorielles. Dans la conformation la plus simple, il n'y a pas encore spécialisation en organe différencié, mais seulement localisation de cellules neuro-épithéliales sur le passage du nerf branchial aux deux bords du support de la branchie (*Fissurellidæ*) ou sur un nerf spécial (*osphradial* situé le long du support), né du branchial par différenciation (autres Rhipidoglosses), ou encore sur un ganglion terminant ce nerf spécial, à la base de la branchie (*Valvata*).

Ailleurs, l'osphradium devient un organe terminal distinct, à la base ou au côté gauche de la branchie cténidiale, sur le passage de l'eau qui vient baigner cette dernière; et il peut persister à cette place, après la disparition du ctenidium (*Patella*, *Clione*, etc., Pulmonés basommatophores). Il constitue alors (dans les Ténioglosses les plus archaïques, exemple : *Paludina*, *Littorina*, *Cyclostoma*, *Vermetus*, etc.), un bourrelet épithélial filiforme, sur un nerf ou sur un ganglion ; par spécialisation successive (multiplication de surface), le bourrelet se garnit, des deux côtés, de pectinations lui donnant l'apparence trompeuse d'une branchie, dans les Ténioglosses plus spécialisés (exemple : *Natica*, *Cerithium*, *Strombidæ* (où les pectinations sont arborescentes chez *Pterocera*), *Cypræa* (où l'organe est trifide) et dans les Sténoglosses (*Semifusus*, fig. 40). Chez les Euthyneures, c'est généralement une saillie épithéliale, circulaire ou allongée, sur un ganglion osphradial, dans lequel elle s'invagine parfois : certains Pulmonés basommatophores (fig. 30).

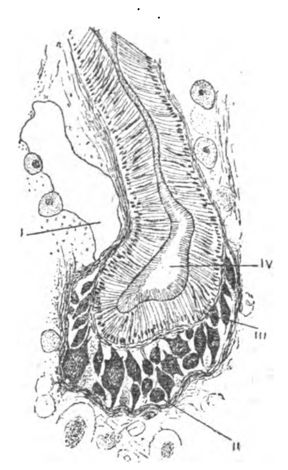


Fig. 30. — Coupe axiale de l'osphradium de *Planorbis*, grossi; d'après BERNARD. I, sinus; II, cellules glanglionnaires; III, épithélium sensoriel; IV, cavité de l'osphradium.

D. Organes gustatifs. — On connaît des corps cyathiformes (bourgeons gustatifs) constituées de cellules sensorielles gustatives, dans la cavité buccale (faces latérales et ventrale) de certains Rhipidoglosses (*Fissurella*) et sur les côtés de l'ouverture buccale de quelques

Hétéropodes; des corpuscules analogues ont encore été constatés sur les tentacules épipodiaux des Rhipidoglosses.

E. Les *organes* « *auditifs* » ou otocystes sont des vésicules sphéroïdales creuses, à paroi formée intérieurement d'épithélium cilié, dans lequel se trouvent des cellules sensorielles. Ces vésicules renferment l'humeur secrétée par la paroi; dans cette humeur se trouvent des pierres auditives de structure cristalline : il y a ou bien une seule grosse pierre sphérique ou otolithe (Streptoneures cténobranches les plus spécialisés et un très petit nombre d'Opisthobranches) ou bien de nombreuses petites pierres, généralement ovoïdes, allongées, ou otoconies (dans les Aspidobranches, la généralité des Euthyneures et les Ténioglosses dialyneures). On rencontre aussi des otoconies et un otolithe chez certains Cérithes, *Turritella*, *Doto*, *Oncidium*. Les éléments neuroépithéliaux sont réunis en une macula acustica, en face du nerf otocystique, dans les otocystes chez Hétéropodes.

Ces organes sont situés dans le pied chez les espèces reptatrices, au voisinage des centres pédieux (fig. 62); dans les formes devenues nageuses : Hétéropodes, *Phyllirhoe*, *Glaucus*, ils ont une tendance à se rapprocher des centres cérébraux (fig. 64), ainsi du reste que dans la généralité de Nudibranches (fig. 75). L'innervation en est toujours cérébrale d'ailleurs (fig. 68, XVII). *Vermetus* adulte et *Janthina* manquent d'otocystes.

F. *Organes visuels*. — *a*) Deux *yeux céphaliques* symétriques sont présents chez presque tous les Gastropodes; ils sont situés à la base des tentacules (de la seconde paire chez les Euthyneures basommatophores et Opistobranches : souvent fort enfoncés dans les téguments chez ces derniers). Chez les Streptoneures, ces yeux sont habituellement portés sur un tubercule, à la base extérieure du tentacule; ce tubercule s'accolant alors au tentacule, il en résulte de nombreux exemples d'yeux paraissant placés vers la mi hauteur de ces derniers : *Modulus*, certains Cérithes (*Potamides*), *Cypræa*, beaucoup de Rhachiglosses, certains *Conus* et *Pleurotoma* (et parmi ces derniers, très près du sommet dans *Drillia* et *Clavatula*). Le tubercule oculaire est plus développé que le tentacule y accolé chez les *Strombidæ* (fig. 25) et le tentacule avortant, l'œil paraît situé au sommet (*Terebellum*). Il est également au sommet dans *Cerithidea*, *Assiminea* et chez les Pulmonés Stylommatophores adultes (pendant le développement, il y est moins près du sommet).

L'œil est essentiellement constitué par une rétine ou invagination

de l'épithélium tégumentaire, dans laquelle se distinguent des cellules sensorielles et pigmentées: les premières (rétinophores) sont incolores, très rétrécies à leur extrémité libre et en continuité par leur extrémité opposée, avec des prolongements de fibres nerveuses; les secondes (rétinules) ont l'extrémité libre très élargie et entourent les premières. Ces deux sortes de cellules, provenant de la différenciation de cellules épithéliales normales peuvent n'avoir pas toujours leurs caractères aussi nettement tranchés, et passer insensiblement de l'une à l'autre; les cellules incolores peuvent même paraître manquer dans les yeux très enfoncés de certains Opisthobranches.

L'organe visuel se complète par des parties accessoires, de nature cuticulaire, secrétées par l'épithélium rétinien et d'autant plus distinctes l'une de l'autre que l'œil est plus spécialisé. Ce sont : α) la couche *rétinidienne* ou des bâtonnets, qui coiffe les cellules épithéliales; ces bâtonnets, encore peu développés dans les Aspidobranches (fig. 31), le sont au plus haut degré chez certains Cténobranches Rhachiglosses (*Strombidæ*) et chez les Hétéropodes (fig. 65, 66). (Dans ces derniers, ils sont disposés en sillons perpendiculairement à l'axe optique de l'œil; une disposition analogue se voit dans *Gastropteron*.) β) Les corps réfringents : le cristallin, de forme sphéroïdale, à couches concentriques, ne remplit pas entièrement la cavité de l'œil; il est entouré d'une substance cuticulaire moins dense, le corps vitré.

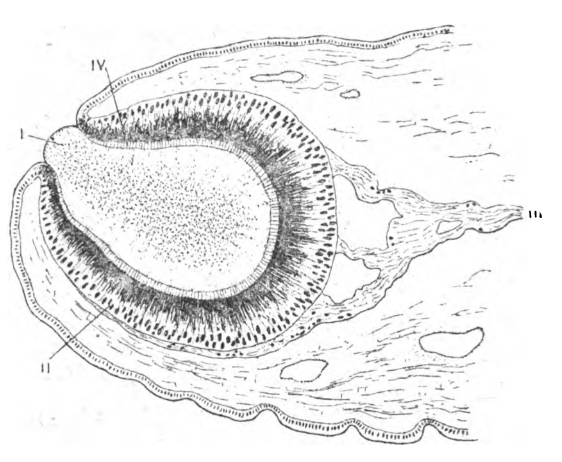


Fig. 31. — Coupe axiale de l'œil de *Trochus umbilicaris*, × 90. I, cristallin; II, rétine; III, nerf optique; IV, couche rétinidienne (bâtonnets).

Dans son état le plus archaïque, l'organe visuel ne se compose que d'une invagination entièrement rétinienne ou pigmentée, largement ouverte, dont les cellules sont recouvertes d'une couche de bâtonnets; mais le cristallin et le corps vitré manquent totalement (Docoglosses). Les bords de l'invagination se rapprochant, il se forme une cavité

oculaire à paroi entièrement pigmentée, conservant une petite ouverture extérieure, par laquelle l'eau baigne le cristallin (certains Rhipidoglosses : *Haliotidæ*, *Trochidæ* (fig. 31), *Stomatiidæ*, *Delphinulidæ*). L'ouverture de la cavité oculaire venant à se fermer, le cristallin se trouve recouvert par deux couches épithéliales transparentes, superposées : α) la cornée intérieure ou pellucida, très peu étendue, continuation de la rétine, et formant avec celle-ci la paroi intérieure de la sphère oculaire, et β) la cornée externe ou proprement dite, superficielle, continue avec l'épithélium tégumentaire (Rhipidoglosses, moins les familles précitées). La conformation de l'œil dans la majorité des Gastropodes est assez semblable à celle de ces Rhipidoglosses, avec cette différence que la pellucida y est plus étendue et la rétine pigmentée proportionnellement moins. Cette dernière devient de moins en moins étendue à mesure que l'œil se spécialise (Hétéropodes, fig. 65, 66) ou cesse de fonctionner (*Guivillea*, abyssal). Au-dessus de la pellucida, il y a souvent une lacune sanguine (exemple : *Dolium*, Hétéropodes, Élysiens, Basommatophores). Les Gastropodes aquatiques ne voient pas la forme des objets, tandis que les terrestres la perçoivent à un ou deux millimètres.

L'œil céphalique se rudimente en s'enfonçant dans les téguments (tout en restant pigmenté, mais en diminuant de volume) chez les divers fouisseurs : quelques *Naticidæ* (*Natica Alderi*, *Amaura*, etc), Bulléens (*Scaphander*, *Philine*, *Doridium*, *Gastropteron*, etc.), les *Pleurobranchidæ* et beaucoup de Nudibranches (dépourvus de coquille protectrice), *Siphonaria*, *Auricula Midæ* et *Judæ;* ou bien restant superficiel, par la disparition du pigment rétinien, dans les espèces vivant hors de l'atteinte de la lumière : *Guivillea* (absysal), *Bithynella pellucida* (eaux souterraines).

Par exagération de l'état ci-dessus, l'œil manque à l'état adulte, lorsqu'il y a absence de fonctionnement :

Chez les Fouisseurs (divers *Naticidæ*, certains *Terebra*, des *Olividæ* (*Olivella*, *Agaronia*, *Ancillaria*), certains *Marginella*, *Bullia;*

Chez des Pulmonés souterrains : *Cæcilianella*, *Helix hauffeni;*

Chez des Streptoneures abyssaux : *Lepeta*, *Propilidium*, des *Puncturella*, *Cocculina*, un *Eulima*, *Choristes*, *Oocorys*, des *Fossarus*, *Addisonia*, un *Chrysodomus*, un *Pleurotoma*, et chez un Opisthobranche abyssal, *Gonieolis ;*

Chez des parasites internes : un *Eulima*, *Entoconcha*, *Entocolax*.

b) *Yeux dorsaux* (*palléaux*). — Certaines espèces de Onchidiidæ,

possèdent, outre les yeux céphaliques, de nombreux yeux situés sur des tubercules dorsaux. Ces organes sont caractérisés par leur nerf optique traversant la rétine (comme dans les Vertébrés) et par le renversement des cellules rétiniennes, dont l'extrémité libre est dirigée vers l'intérieur du corps (fig. 32). La cavité oculaire est remplie par un cristallin formé de quelques grosses cellules transparentes.

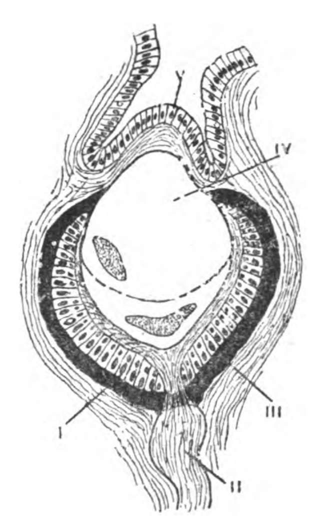


Fig. 32. — Coupe axiale de l'œil de *Onchidium*, grossi; d'après Semper. I, rétine; II, nerf optique; III, pigment; IV, cellules du cristallin; V, cornée extérieure.

3. **Système digestif**. — 1° *Intestin antérieur*. — L'ouverture de la cavité buccale est normalement à l'extrémité antérieure de la tête : celle-ci forme le plus souvent un mufle légèrement réfléchi vers le bas (fig. 58). Mais dans bien des cas, cette ouverture est reportée en arrière, par le développement d'une invagination des téguments préoraux : ce qui donne naissance à une « bouche » apparente, non équivalente à la bouche morphologique. Celle-ci n'est alors ramenée à l'extrémité antérieure que par la dévagination de cet enfoncement tégumentaire qui forme ainsi une « trompe ». Cette trompe exsertile est intérieurement doublée, durant l'évagination, par l'œsophage qui lui fait suite pendant l'invagination : c'est là la trompe pleurecbolique des *Cypræidæ*, *Naticidæ*, *Lamellariidæ*, *Scalariidæ*, *Solariidæ*, *Vermetus*, *Capulidæ*, *Calyptræidæ*, *Strombidæ*, *Chenopidæ*, parmi les Streptoneures, et de quelques Opisthobranches : *Doridium*, *Pleurobranchidæ*, *Aplysia*, Gymnosomes (fig. 41), *Doridopsidæ*. Cette trompe peut aussi ne pas se rétracter entièrement; pendant l'invagination, la paroi du tube digestif est alors repliée deux fois sur elle-même : c'est la trompe pleurembolique des Rhachiglosses (fig. 40), de certains Toxoglosses et des *Doliidæ*, *Cassididæ* et *Tritoniidæ* parmi les Ténioglosses proboscidifères.

Sur la face ventrale de cette trompe, se trouve, chez les *Naticidæ*, un disque glandulaire, servant à perforer les coquilles des Lamellibranches; dans les *Pneumonodermatidæ*, sur cette même face, il y a des ventouses, isolées, ou réunies sur deux lobes rétractiles (fig. 41, 73).

La bouche conduit dans la cavité buccale ou pharynx, premier renflement du tube digestif : c'est là que débouchent les glandes salivaires et que se trouvent les pièces cornées « manducatrices ». Le tout forme avec les masses musculaires appartenant à ces dernières, le bulbe buccal situé en arrière du collier nerveux œsophagien chez les formes les plus archaïques, en avant, chez les plus spécialisées. Le pharynx peut se dévaginer plus ou moins complètement chez des formes carnivores (comme, par exemple, *Glandina*, *Testacella*).

A. Les *pièces buccales cornées* sont de deux ordres : mandibulaires ou radulaires.

a) Les mandibules sont des épaississements cuticulaires solides, situés à la partie antérieure de la cavité buccale; chez la généralité des Streptoneures et de Opisthobranches, elles sont latérales et symétriques, lisses ou écailleuses, à bords généralement tranchants, quelquefois dentés. Dans les Rhachiglosses, ces mandibules deviennent rudimentaires.

Ces mandibules paires sont toujours nettement séparées l'une de l'autre. Cependant, chez *Natica*, elles se touchent dorsalement et chez *Lamellaria*, elles sont manifestement soudées ensemble par le côté dorsal, ne formant plus qu'une seule pièce. Il n'y a aussi qu'une mandibule dorsale, à bord inférieur tranchant, presque horizontal (assez souvent avec une saillie médiane), chez *Patella*, *Ægirus* (Doridien) et tous les Pulmonés (fig. 33). Deux épaississements cuticulaires accessoires symétriques droit et gauche, existent chez les Limnéens, parmi ces derniers.

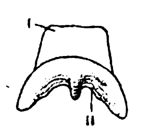


Fig. 33. — Mandibule de *Succinea putris*, grossie. I, lame d'insertion ; II, bord tranchant.

Dans certains Aplysiens où les deux mandibules sont situées ventralement, il se forme sur le plafond de la cavité buccale, un revêtement d'épines cornées, dans certains cas divisées en deux groupes symétriques, enfoncés dans des invaginations formant des sacs exsertiles (Gymnosomes, fig. 41).

Les mandibules manquent : dans beaucoup de *Trochidæ*, *Neritina* et les *Helicinidæ*, *Cyclostoma*, *Entoconcha*, *Entocolax*, *Pyramidellidæ* et *Eulimidæ*, *Coralliophyllidæ*, Toxoglosses; Hétéropodes; *Actæon*, *Utriculus*, *Scaphander*, *Doridium*, *Lophocercidæ*, *Cymbuliopsis*, *Gleba*, *Clione*, *Umbrella*, *Doris*, Doridiens Porostomes, *Tethys*, Elysiens; *Gadinia*, *Amphibola*, et *Testacellidæ*.

b) La radule est un ruban formé de dents cornées, séparées mais

portées sur une membrane de support unique, secrété dans un cæcum ventral où il est presque entièrement contenu et dont l'extrémité antérieure vient s'étendre sur le plancher de la cavité buccale (fig. 34, VIII) : le « ruban lingual » s'y appuie sur un système de pièces cartilagineuses paires, munies de muscles pro- et rétracteurs (fig. 34), dont l'action a pour but de faire fonctionner la radule à peu près comme une rape, sur la proie.

Les dents sont secrétées au fond du cæcum (gaîne de la radula), seulement par un petit nombre de cellules matrices (fig. 34, V), en avant desquelles se trouve une rangée transversale secrétant la membrane basale de la radule. Ces dents sont disposées en rangées transversales ; le nombre des dents d'une rangée est constant pour une même espèce (il peut cependant varier avec l'âge, dans certains Aplysiens) et variable d'un groupe à l'autre ; il est généralement d'autant plus considérable que le groupe est moins spécialisé : ainsi, parmi les Streptoneures, les Rhipidoglosses ont, de part et d'autre de la dent médiane, des dents latérales très nombreuses ; les Ténioglosses et les Hétéropodes n'en ont que trois, les Rhachiglosses plus qu'une (fig. 35) ; parmi les Opisthobranches, une rangée transversale renferme beaucoup de dents chez les *Actæon* et les Pleurobranches ; elle n'en possède que trois chez les Ptéropodes Thécosomes, qu'une seule chez les Élysiens.

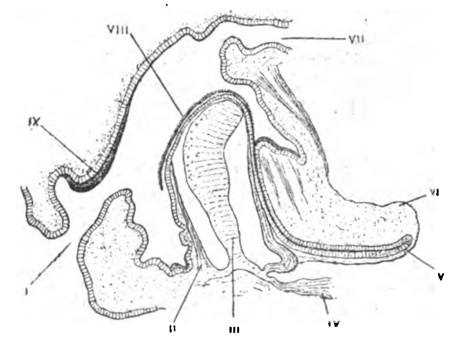


Fig. 34. — Coupe sagittale du bulbe buccal de *Helix nemoralis*, × 12 ; d'après Rössler. I, ouverture buccale ; II, protracteur de la radule ; III, cartilage ; IV, rétracteur de la radule ; V, cellules matrices ; VI, gaine de la radule ; VII, œsophage ; VIII, radule ; IX, mandibule.

La forme des dents varie également d'un groupe à l'autre, et peut aider, avec leur nombre, à caractériser des subdivisions (surtout parmi les Streptoneures), étant constante dans une espèce déterminée : cependant, il arrive parfois qu'elle varie un peu suivant les individus, par exemple dans les *Buccinidæ ;* et des groupes assez différents peuvent aussi montrer une forme analogue des dents de la radule. D'autre part, on constate aussi que le nombre de dents (d'une rangée transversale) varie dans tous les groupes fondés sur ce caractère : chez les Ténioglosses, dont la formule est 2.1 . 1 . 1.2, les deux

marginales manquent dans *Lamellaria* et *Jeffreysia ;* il y a au contraire plus de deux marginales dans *Triforis*, certains *Turritella Struthiolaria ;* et un nombre encore plus grand de dents (sans médiane) chez les *Solarium*, *Scalaria* et *Janthina*; dans le Rhachiglosses, caractérisés par la formule 1 . 1 . 1 (fig. 35), la dent centrale manque chez *Halia*, et les latérales chez certains *Harpa*, *Mitridæ*, *Volutidæ* et chez les *Marginellidæ ;* enfin, bien que la formule des Toxoglosses soit : 1 . 0 . 1, il y a une dent centrale, et plus d'une latérale dans divers *Pleurotomatidæ.*

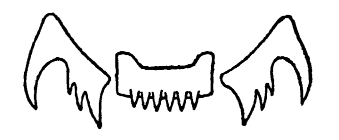


Fig. 35. — Une rangée transversale de la radule de *Buccinum undatum*, × 45.

Les dents d'une rangée transversale sont symétriquement disposées de part et d'autre d'une dent centrale appelée médiane; toutes les dents latérales sont généralement pareilles entre elles chez les Euthyneures; mais, dans les Streptoneures, lorsqu'il y en a plus d'une de chaque côté, elles forment deux groupes nettement tranchés, les plus voisines de la centrale différant de celles qui occupent les bords, « marginales » ou uncini.

Le nombre des rangées transversales successives varie aussi d'une espèce à l'autre; il en résulte que le nombre total des dents de la radule est très différent d'une forme à l'autre : on peut en trouver seize seulement (une par rangée) dans certains Eolidiens et Élysiens; douze mille cent chez *Limnæa stagnalis;* vingt-et-un mille dans *Helix pomatia;* vingt-six mille huit cents chez *Limax maximus;* trente-six mille chez *Tritonia Hombergi* et jusque quarante mille dans certains *Helix* exotiques. Il s'ensuit aussi que la longueur du ruban lingual est très variable : elle est fort considérable dans *Cyclostoma*, *Patella* (fig. 57, où elle dépasse celle du corps), les *Littorinidæ*, où elle s'enroule en spirale, pour occuper moins de place et où elle peut atteindre jusqu'à sept fois la longeur du corps (*Tectarius*).

La radule manque dans les *Eulimidæ*, *Pyramidellidæ*, *Thyca*, *Entoconcha*, *Entocolax*, *Coralliophilidæ*, certains *Terebra*, *Tornatinidæ*, *Cymbuliopsis*, *Gleba*, *Doridiidæ*, *Doridopsis*, *Corambe*, *Phyllidia*, *Tethyidæ* (en général, dans les parasites et les suceurs).

En avant de l'éminence radulaire existe, sur le plancher de la cavité buccale, une papille, « organe subradulaire », à revêtement assez épais, surtout dans les formes archaïques (Rhipidoglosses).

B. Glandes buccales. — Dans divers Gastropodes, on observe des

glandes accumulées autour de l'ouverture buccale (des Bulléens et Nudibranches) ; chez beaucoup de Pulmonés stylommatophores (*Limax*, etc.), elles sont fort développées en forme de lobes appelés « organes de Semper » (fig. 68). Mais tous les Gastropodes (à de très rares exceptions) possèdent une paire de glandes débouchant dans la cavité buccale, de part et d'autre de la radula : ce sont les glandes salivaires proprement dites. Elles sont en grappe dans les Streptoneures Aspidobranches et beaucoup d'autres Gastropodes ; elles sont en tubes, plus ou moins allongés (exemple : *Janthina*) ou en sacs (exemple : *Dolium*), chez des formes plus spécialisées.

Ces glandes, chez les Aspidobranches et les Ampullaires, ont leurs conduits très courts et débouchent en arrière du collier nerveux péri-œsophagien ; les deux masses glandulaires sont accolées et pourvues de quatre canaux, chez *Patella*. Les conduits sont plus longs et débouchent en avant du collier nerveux, que les glandes traversent, dans le plus grand nombre des Gastropodes : presque tous les Euthyneures (où les glandes sont fort postérieures chez les Pleurobranches) et les Platypodes Ténioglosses (à l'exception des *Natica* et de certaines *Calyptræa* et *Cerithium*, où les conduits sont trop courts pour traverser encore le collier). Enfin, dans les Platypodes Sténoglosses et les Hétéropodes, ces organes s'ouvrent en avant du collier, mais ne le traversent plus, passant en dehors lorsqu'ils sont assez longs pour y atteindre Ce sont ordinairement des glandes muqueuses, sans action digestive.

Les glandes salivaires sont fusionnées dans *Pyrula*, *Conus*, certains *Terebra*, *Umbrella*, certains *Limax*, *Helix*, *Physa*, etc. Les conduits présentent un renflement vers leur terminaison, chez divers Siphonostomes proboscidifères : *Dolium*, *Cassis*, *Triton*, chez *Voluta* et *Pleurobranchœa*. On observe une certaine asymétrie des deux glandes dans *Xenophorus* et quelques *Atlanta*.

Il existe deux paires de glandes voisines (paraissant résulter de la bifurcation d'une paire unique) chez *Janthina* et *Scalaria*, où elles ont la forme de tubes et traversent toutes le collier œsophagien. Il y a deux paires séparées — la seconde étant ventrale et antérieure par rapport à la paire normale, — dans divers Rhachiglosses : *Muricidæ*, *Trophon*, *Purpuridæ*, *Cancellariidæ*, *Haliidæ ;* cette seconde paire est antérieure au collier nerveux œsophagien sauf dans les deux premières familles; elle a souvent ses conduits fusionnés sur la ligne médiane. Plusieurs Opisthobranches à trompe ont aussi plus de deux

glandes salivaires : Doridiens porostomes (*Doridopsis*, *Phyllidiidæ*) où la seconde paire, ventrale, antérieure, a un conduit unique; *Pleurobranchæa*, où il y a une troisième glande dorsale médiane.

Fig. 36. — Tube digestif de *Murex*, vu dorsalement, grossi; d'après Haller. I, conduit de la glande de Leiblein; II, œsophage; III, conduit du foie; IV, foie; V, estomac; VI, glande anale; VII, anus; VIII, glande de Leiblein; IX, jabot; X, glande salivaire· XI, radule; XII, bouche.

C. L'œsophage est généralement assez long et à parois plissées. Il présente fréquemment des dilatations sur son parcours : soit une sorte de « jabot » à parois minces (Hétéropodes, certains Opisthobranches et Pulmonés), soit quelquefois des renflements musculaires (*Murex*, fig. 36, *Doris*, etc.), soit le plus souvent, surtout chez les Streptoneures, des renflements glandulaires.

a) Dans la plupart des Aspidobranches, existent, comme chez les Chitons, des poches œsophagiennes antérieures, paires, à paroi interne papillaire; ces organes se rencontrent encore chez les *Littorina*.

b) Un renflement œsophagien plissé se trouve chez les Trochoïdes et les *Littorina*; il est surtout très développé dans les *Naticidæ*, *Lamellariidæ* et *Cypræidæ*, où ses parois internes sont feuilletées. Vers le même endroit, les *Cassididæ* présentent un renflement séparé de l'œsophage, dans lequel il s'ouvre seulement par une fente.

c) Une importante glande œsophagienne (glande de Leiblein), située vers le milieu de l'œsophage, se présente sous des formes diverses, dans tous les Sténoglosses (sauf les *Cancellaria*, *Harpidæ* et certains *Terebra*; elle est peu développée dans les *Fusidæ* et *Oliva*). Elle forme une masse glandulaire épaisse (dans *Murex*, par exemple : fig. 36, VIII), un long

cæcum à parois minces (Buccin), et, dans les Toxoglosses, une glande (dite « à venin »), dont le long conduit traverse le collier œsophagien (comme chez *Voluta*) et débouche dans la cavité buccale, ayant ainsi l'apparence d'une troisième glande salivaire. Cet organe forme, chez *Halia* et probablement *Marginella*, un siphon s'ouvrant dans l'œsophage par ses deux extrémités.

Parmi les Euthyneures, les Élysiens montrent un cæcum œsophagien et les *Lophocercidæ* un long appendice glandulaire.

2° *Intestin moyen.* — *A. L'estomac* est généralement ovoïde ou allongé; mais, par suite de la courbure du tube digestif, il prend souvent la forme d'un sac ou cæcum à la partie antérieure duquel s'ouvrent l'œsophage et l'intestin : parfois une cloison séparant ces deux derniers s'étend plus ou moins alors, dans l'estomac (*Littorina*). L'organe présente, d'un groupe à l'autre, une grande variabilité dans l'aspect de ses parois. Alors que celles-ci sont minces dans beaucoup de Streptoneures, elles présentent dans la région moyenne, chez un certain nombre d'Opisthobranches, des pièces masticatrices (dents, plaques) cornées et aiguës ou calcaires et aplaties, en nombre variable; cette région masticatrice est entourée extérieurement d'une couche musculaire, dans presque tous les Bulléens (y compris les Thécosomes : fig. 71, des Aplysiens, et certains Nudibranches Tritoniens : *Marionia*, *Scyllæa*, *Melibe*. L'anneau musculaire existe encore chez les *Auricula*, parmi les Pulmonés et se différencie chez les Limnéens, sous forme de deux saillies musculaires symétriques vers le milieu de l'estomac, partagé ainsi en trois régions. Dans d'autres cas, l'estomac est divisé transversalement par des étranglements (Aplysiens).

A la cavité stomacale s'adjoint parfois un cæcum généralement pylorique; par exemple chez *Haliotis*, *Turbinidæ* et des formes voisines (où il est spiralé), *Ampullaria*, la plupart des *Cavoliniidæ*, *Aplysia*, *Doris* et des genres voisins (où il est plissé intérieurement et a été appelé « pancréas »).

La paroi intérieure de l'estomac présente fréquemment un revêtement cuticulaire plus ou moins fort et étendu, surtout développé vers l'origine de l'intestin, ou même dans ce dernier, par exemple, chez *Paludina*, *Cyclostoma*, certains Pulmonés. Ce revêtement présente parfois une spécialisation consistant en une saillie cuticulaire plus ou moins longue, logée dans un cæcum stomacal et constituant un « stylet cristallin », ou un bâtonnet dans certaines parties de

l'intestin : chez divers Patelliens, *Fissurella* (au moins temporairement), *Trochus*, *Lithoglyphus*, *Bithynia* et des *Strombidæ* (*Pterocera*).

B. Le *foie*, ou organe actif de la digestion, est une grosse glande, entourant plus ou moins l'estomac, et divisée en lobes de nombre et de forme variables, suivant les groupes (assez souvent — et originairement — deux, inégaux, antérieur et postérieur). Il débouche ordinairement dans la partie postérieure de l'estomac ou initiale de l'intestin (*Haliotis*, *Limnæa*, etc), et même en partie dans l'œsophage terminal. Il y a deux conduits, ou plusieurs (*Fissurella*), rarement un, résultant de la fusion de deux (*Patella*, *Murex*, fig 36). Parfois des acini isolés existent sur les conduits (*Cyclostoma*). Dans certains cas, le foie recouvre tout l'estomac et s'y ouvre par des orifices multiples : divers Opisthobranches Tectibranches (Gymnosomes, *Gastropteron*). La forme extrême de spécialisation est la division de l'organe en tubes répandus dans la plus grande partie du corps et jusque dans des appendices extérieurs (certains Nudibranches : Éolidens, fig. 37), Élysiens, où les ramifications du foie se distribuent dans les papilles et expansions dorsales, mais se réduisent cependant chez *Phyllirhoe* (fig. 77) à quelques canaux.



Fig. 37. — Tube digestif de *Janus cristatus*, vu dorsalement, × 4; d'après Hancock. I, œsophage; II, ramifications hépatiques; III, anus; IV, estomac; V, bulbe buccal.

3°. — L'*intestin* proprement dit, parfois séparé de l'estomac par une sorte de valvule, est un tube cylindrique à calibre généralement uniforme, présentant dans sa partie initiale une saillie longitudinale fort marquée (raphé). Il est très long et enroulé dans les herbivores (exemple : *Patella*), court et souvent droit chez les carnassiers (exemple : *Murex*, fig. 36, *Buccinum*, fig. 56, *Janus*, fig. 37). Il traverse le ventricule dans la généralité des Rhipidoglosses, et le

péricarde chez *Paludina*, le rein chez les *Doliidæ*, *Cassididæ*, *Triton*, *Ranella*, *Arion*, etc. Dans sa portion rectale, débouche chez *Murex* (fig. 36), *Purpura* et les *Naticidæ*, une glande légèrement ramifiée, dite « glande anale ». L'anus débouche latéralement (à droite, sauf dans les formes sénestres) et plus ou moins en avant. Mais dans les formes qui ont perdu l'enroulement de la masse viscérale, la torsion du tube digestif disparaît souvent et l'intestin s'ouvre postérieurement (exemple : *Pterotrachea*, fig. 67, *Doridium*, *Pelta*, *Aplysia*, Doridiens, *Janus*, fig. 37, *Alderia*, *Limapontia*, *Testacella*, *Onchidium*, *Vaginulus*, fig. 84).

4. **Système circulatoire.** — 1° *Organe central.* — Le cœur est toujours situé dorsalement, dans le voisinage immédiat de l'appareif respiratoire. Symétrique et médian seulement dans les formes tout à fait archaïques (*Pleurotomaria*, *Fissurellidæ*), il est presque toujours latéral et antérieur, ne redevenant postérieur que par une spécialisation secondaire : *Pterotachea* (fig. 67), *Testacella*, *Oncidium*, *Peronia*, Doridiens (fig. 39), et reprenant chez ces derniers une symétrie apparente.

Il comprend toujours un ventricule ovoïde ou pyriforme, à parois très musculaires, et, dans les Rhipidoglosses (sauf les *Helicinidæ*) deux oreillettes qui ne sont symétriques que si le cœur est médian; chez les autres Rhipidoglosses, l'oreillette droite est plus petite et devient de plus en plus rudimentaire. Dans tous les autres Gastropodes, il n'y a qu'une seule oreillette, topographiquement gauche (fig. 53), généralement plus grande que le ventricule, à parois minces, transparentes, à fibres musculaires assez peu nombreuses. Le ventricule est traversé par le rectum dans les Rhipidoglosses (sauf les *Helicinidæ*), et il se trouve placé entre les deux oreillettes chez les plus archaïques d'entre eux; dans la plupart des Streptoneures, des Pulmonés et chez *Actæon*, *Limacina*, *Clio virgula* et *acicula* (Bulléens), il est en arrière de l'oreillette unique; parfois sur la même ligne transversale (quelques Opisthobranches : *Phyllirhoe*, fig. 77 et divers Hétéropodes); en avant, dans la plupart des Opisthobranches, les *Testacellidæ*, *Oncidiidæ*, *Firolidæ* (fig. 67) et quelques *Calyptræidæ*.

Le nombre des pulsations du ventricule ne dépasse guère cent par minute et ne descend pas au-dessous de trente, dans les individus adultes respirant normalement (la moyenne est de soixante, chez les

formes les plus facilement observables : Pulmonés, Nudibranches. Bulléens « Thécosomes », Hétéropodes).

2° *Vaisseaux.* — Du sommet du ventricule opposé à l'oreillette (du sommet postérieur chez les Rhipidoglosses à deux oreillettes) naît une aorte unique; à sa naissance se trouve parfois un bulbe artériel intrapéricardique (*Patella*, fig. 38, V, *Ampullaria*, *Natica*, Hétéropodes, fig. 64) ou extra-péricardique (*Siphonaria*), parfois une valvule (certains Hétéropodes, Thécosomes, Nudibranches). Les ramifications de l'aorte constituent un système artériel généralement bien développé dans tout le corps; sur la paroi de ces troncs, on observe parfois des concrétions calcaires, dans le tissu conjonctif périvasculaire (certains Streptoneures, beaucoup de Pulmonés terrestres).

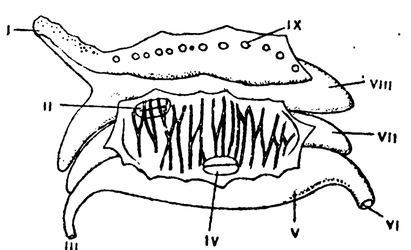


Fig. 38. — Cœur de *Patella*, le ventricule fendu suivant son grand axe, grossi; d'après WEGMANN. I, « veine branchiale »; II, valvule auriculo-ventriculaire; III, aorte postérieure; IV, valvule séparant le ventricule et le bulbe aortique; V, bulbe aortique; VI, aorte antérieure; VII, ventricule avec pilliers musculaires intérieurs; VIII, oreillette; IX, orifices amenant dans l'oreillette le sang du plafond de la cavité palléale.

Ces artères sont continues avec un système de sinus interorganiques, sans paroi endothéliale, dans lesquelles les troncs artériels cessent parfois brusquement par des terminaisons contractiles (exemple : *Patella* et *Haliotis*, artère céphalique; Hétéropodes, artère pédieuse; Thécosomes, artère céphalique, etc.).

3° Le *sang* est généralement incolore; il est rouge chez les *Planorbis*, où le plasma renferme de l'hémoglobine. Dans un certain nombre de Gastropodes, il est légèrement bleuâtre, par suite de la présence d'hémocyanine; parfois il est coloré par du pigment d'origine étrangère (comme dans les huîtres vertes), exemple : *Fasciolaria*, où il est rouge violacé. Les corpuscules sont des amibocytes. Une glande sanguine différenciée existe dans divers Opisthobranches : Bulléens, Pleurobranches, Doridiens (fig. 39), en général plus ou moins en avant du cœur, sur l'aorte; chez un certain nombre de Streptoneures Platypodes, cet organe est constitué par un sinus voisin du rein, communiquant avec l'oreillette, et rempli de tissu conjonctif cytogène.

4° La *respiration* des Gastropodes est originairement et générale-

ment aquatique ; elle a alors pour organe une paire d'expansions du manteau, ou cténidies, situées dans la cavité palléale ; chacune de ces cténidies est semblable et homologue à une branchie de *Chiton* (fig. 4), *Nautilus* (fig. 142), *Nucula* (fig. 3); mais il n'en persiste le plus souvent qu'une seule (fig. 27, 40, 41, 55, 59, 61, 64, 67, 72, 74).

A. Nombre des cténidies et de leurs rangées de pectinations. — Il y a une paire de cténidies chez les Rhipidoglosses les plus archaïques : *Pleurotomariidæ*, *Fissurellidæ*, *Haliotidæ ;* dans les deux premières familles, ces deux organes sont égaux ; chez les *Haliotidæ*, celui qui est topographiquement gauche est plus grand que le droit. Dans les autres Anisopleures, il n'y a qu'une cténidie, correspondant à la gauche des dibranchiés ci-dessus.

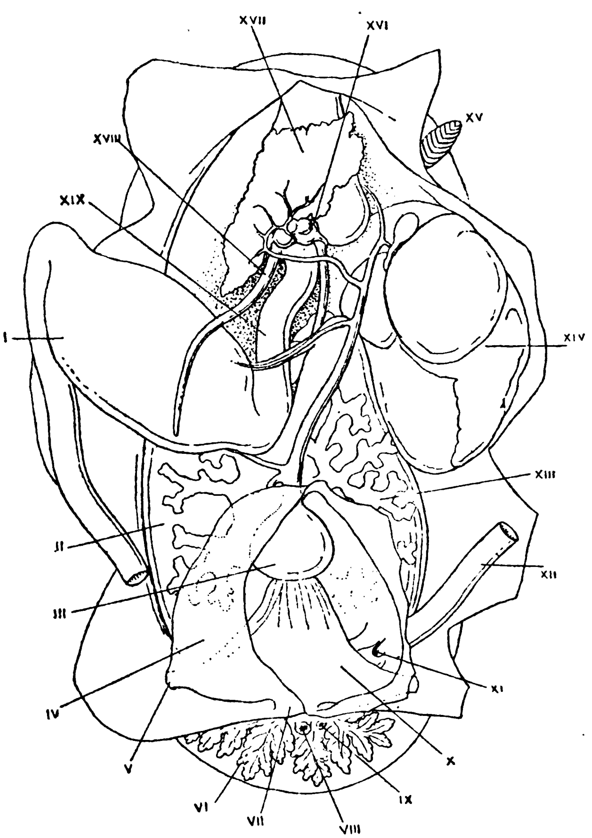


Fig. 39. — *Doris pilosa*, ouvert dorsalement ; d'après HANCOCK. I, estomac ; II, foie ; III, ventricule ; IV, péricarde ouvert ; V, veine palléale ; VI, branchie ; VII, veine branchiale ; VIII, anus ; IX, orifice rénal ; X, oreillette ; XI, orifice réno-péricardique ; XII, intestin ; XIII, rein ; XIV, glandes génitales annexes ; XV, tentacule ; XVI, centres nerveux ; XVII, glande sanguine ; XVIII, glande salivaire ; XIX, œsophage.

Chaque cténidie est pourvue de filaments respiratoires aplatis, disposés perpendiculairement à l'axe branchial ; il y en a deux rangées, une sur chaque face de ce dernier, dans tous les Aspidobranches mono- ou dibranchiés, dans *Valvata* et les Tectibranches. Chaque cténidie est alors libre à son extrémité distale, sur une longueur plus

ou moins grande ; ces deux rangées de filaments respiratoires sont égales dans les dibranchiés, *Acmæa*, *Valvata* et les Tectibranches. Dans les Aspidobranches monobranchiés (*Acmæa* excepté), la rangée dorsale (entre l'axe et le manteau) est fort réduite et, dans le reste des Anisopleures cténidiés, cette rangée à disparu : la branchie est attachée au manteau sur toute sa longueur (fig. 40). Chaque filament est uni (dans le plus grand nombre des cas) ou plissé, à surface feuilletée chez *Janthina* et les Tectibranches. Chacun est une simple saillie tégumentaire lacunaire, sans revêtement endothélial intérieur La paroi de sa cavité sanguine est formée de tissu conjonctif; celui-ci est condensé et compacte le long du bord, surtout au côté ventral du filament; la cavité de ce dernier est traversée de trabécules musculaires qui peuvent en produire la contraction.

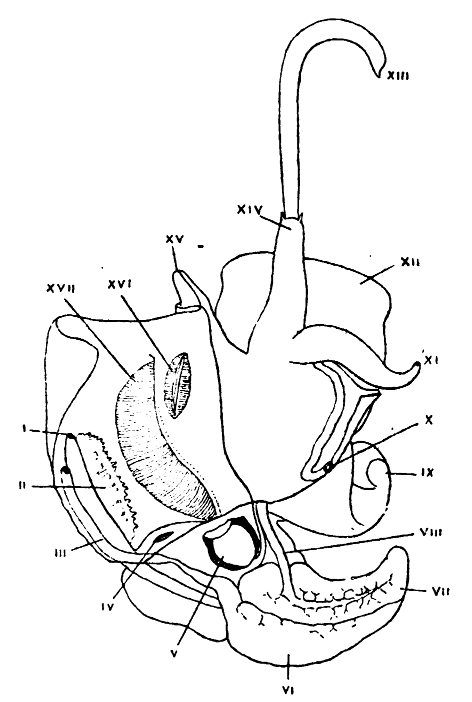


Fig. 40. — ***Semifusus tuba***, mâle, sans sa coquille, le manteau ouvert suivant le côté droit; d'après Souleyet. I, anus ; II, glande hypobranchiale; III, spermiducte; IV, orifice extérieur du rein : V, cœur dans le péricarde ouvert; VI, testicule; VII, foie; VIII, tube digestif; IX, muscle columellaire ; X, spermiducte coupé par la section du manteau ; XI, pénis ; XII, pied ; XIII, extrémité de la trompe ; XIV, tête ; XV, siphon ; XVI, osphradium, XVII, cténidie.

B. Respiration palléale aquatique accessoire dans les Gastropodes monocténidiés. — Il est un certain nombre de cas où le sang hématosé qui entre dans l'oreillette ne provient pas seulement des branchies cténidiales : il en arrive aussi, alors, en quantité plus ou moins grande, de diverses autres parties du manteau; ou bien, si ce dernier a disparu comme organe conchifère, de l'enveloppe dorsale du corps, agissant alors comme organe respiratoire accessoire, exemple : *Acmæidæ*, Hétéropodes, *Pleurobranchidæ* et *Pneumonodermatidæ*. Dans les *Pleurobranchidæ*, Hétéropodes et certains *Acmæidæ*, le manteau ne présente

pas encore de formations respiratoires secondaires; mais chez d'autres *Acmœidæ* (*Scurria*, etc.) et les *Pneumonodermatidæ* (fig. 41, VII), il y a coexistence du ctenidium (branchie proprement dite) et d'organes respiratoires secondaires ou « branchies palléales ».

C. Disparition du ctenidium dans des Gastropodes à respiration aquatique. — Le ctenidium s'atrophiant et disparaissant, le manteau reprend à lui seul le rôle respiratoire qui s'était spécialisé antérieurement dans la branchie cténidiale. On peut alors encore, trouver deux cas :

a) Celui où existent des formations « branchiales », de forme et de situation variées, non homologues au ctenidium : à la face intérieure du manteau des Patelliens (fig. 57), à la face externe : la plupart des Nudibranches, *Clionopsis* et *Notobranchœa*.

b) Celui où ces conformations secondaires elles-mêmes ont disparu ou n'existent pas : *Lepetidæ*, *Dermatobranchus*, *Heterodoris*, Élysiens (moins les *Hermæidæ*), *Phyllirhoe* (fig. 77), *Clionidæ*, *Halopsychidæ*.

D. Respiration pulmonaire. — Diverses formes aquatiques cténidiées, riveraines, ont pris l'habitude de vivre, pendant un temps plus ou moins long, en dehors des atteintes de l'eau, exemples : divers *Littorina* (*rudis*, *neritoides*), *Cremnoconchus*, plusieurs *Cerithiidæ*, etc. Il s'y produit alors certaines modifications dans la conformation de la surface intérieure du manteau : les filaments branchiaux, souvent peu élevés, sont prolongés plus ou moins indéfiniment sur le côté droit de la face palléale intérieure, en arborisations vasculaires (*Cremnoconchus*) et finalement, le ctenidium disparaît même tout à fait (*Cerithidea obtusa*). Dans les Ampullaires, cette surface intérieure du manteau s'est dédoublée à gauche de la branchie, constituant une chambre pulmonaire : l'animal peut ainsi respirer dans l'eau ou hors de l'eau.

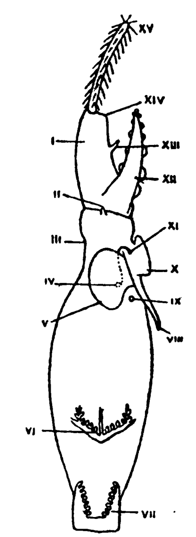


Fig. 41. — *Pneumonoderma*, vu du côté droit, la tête en haut, grossi. I, trompe dévaginée; II, tentacule antérieur; III, tentacule postérieur; IV, ouverture génitale hermaphrodite; V, nageoire; VI, cténidie; VII, « branchie » postérieure; VIII, lobe postérieur du pied; IX, cloaque réno-anal; X, bord latéral du pied; XI, orifice du pénis; XII, appendice acétabulifère; XIII, papille ventrale médiane de la trompe; XIV, point où se trouvent situées les mâchoires; XV, sac à crochets, dévaginé.

Chez beaucoup d'autres Gastropodes aériens, le clenidium a disparu totalement et le plafond de la chambre palléale est parcouru par un riche réseau vasculaire, dans lequel le sang vient respirer. Les animaux ainsi conformés sont polyphylétiques, c'est-à-dire qu'ils appartiennent à plusieurs groupes différents : Rhipidoglosses : *Helicinidæ;* Ténioglosses, trois groupes : *Cyclophoridæ*, *Cyclostomatidæ*, *Aciculidæ;* Pulmonés proprement dits (terrestres et aquatiques). La chambre palléale constitue alors une cavité pulmonaire ou poumon (fig. 42), à la surface vascularisée duquel le sang, venant des diverses parties du corps, arrive, dans certains cas, par un sinus veineux péripulmonaire, plus ou moins annulaire. L'ouverture de la cavité pulmonaire (ou pneumostome) est fort rétrécie dans les Pulmonés proprement dits (fig. 42, II; 82, V; 83, VII); finalement, par réduction de la chambre palléale, ce poumon peut disparaître : *Onchidiidæ.*

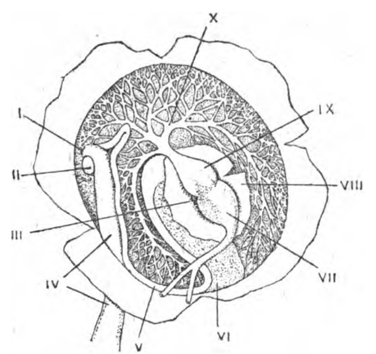


Fig. 42. — Plafond de la cavité palléale pulmonaire de *Limax*, vu ventralement, × 4; d'après LEIDY. I, cloaque réno-anal; II, pneumostome; III, orifice réno-péricardique; IV, rectum; V, uretère; VI, rein; VII, ventricule; VIII, péricarde ouvert; IX, oreillette; X, ramifications de la veine pulmonaire.

E. Retour à la respiration aquatique chez certains Pulmonés et formation d'une branchie secondaire, — Dans un grand nombre de Gastropodes à poumon, il y a un retour plus ou moins complet aux habitudes aquatiques (Basommatophores ou Lymnéens); et, chez certains d'entre eux (*Amphibola*, *Siphonaria*, *Gadinia*, *Ancylus Moricandi*, Lymnées des lacs profonds) la cavité palléale pulmonaire, au lieu d'être remplie d'air, est même remplie d'eau (comme dans les embryons de Pulmonés aquatiques), ce qui constitue une réadaptation à la respiration aquatique. Il arrive alors que, vers l'ouverture ou dans l'intérieur de la cavité pulmonaire, se forment des expansions palléales, ou branchies secondaires : tels sont les appendices tégumentaires exsertiles, portant l'anus, des *Planorbis* (pavillons ou lobes respiratoires) à la surface desquels se voit une riche vascularisation; les « branchies » non pectinées des *Ancylus*, renfermant également le rectum, y correspondent. Enfin, chez *Siphonaria*, une longue branchie s'étend en travers du plafond de la cavité palléale, plus en arrière

que la branchie cténidiale des Gastropodes monobranchiés (fig. 82).

On peut donc résumer, par le tableau suivant, les différentes dispositions que présentent les appareils respiratoires des Gastropodes :

Respiration exclusivement cténidiale	bicténidiée	à deux cténidies égales			*Pleurotomariidæ*, *Fissurellidæ*
		à cténidie gauche plus grande			*Haliotidæ*.
	monocténidiée, à branchie	bipectinée	à deux peignes égaux	libre sur toute sa longueur	*Valvata*.
				libre à l'extrêmité	Tectibranches.
			à un peigne plus petit		Rhipidoglosses.
		monopectinée			Genéralité des Cténidiés.
Respiration cténidiale et palléale	sans branchie secondaire				*Pleurobranchidæ* et certains *Acmæidæ*.
	avec branchies secondaires				*Acmæidæ* et *Pneumonodermatidæ*.
	avec poumon				*Ampullaria*.
Respiration exclusivement palléale	aquatique proprement dite	sans branchie secondaire			*Lepetidæ*, Elysiens, *Phyllirhoe*, *Firoloida*, *Clione*, *Halopsyche*.
		avec branchies secondaires			Patelliens, Nudibranches, *Clionopsis*, *Notobranchæa*.
	exclusivement pulmonaire	à poumon aérien			Pulmonés, *Helicinidæ*, *Cyclophoridæ*, *Cyclostomatidæ*, *Aciculidæ*.
		à poumon « aquatique »			*Amphibola*, *Gadinia*, Limnées abyssales.
	pulmonaire avec branchie secondaire				*Siphonaria*.

5. **Système excréteur**. — 1° Les *reins*, originairement pairs, existent encore au nombre de deux dans tous les Scutibranches (sauf les Néritacés), et s'y ouvrent de part et d'autre de l'anus (fig. 57). Ils ne sont cependant plus symétriques dans aucun d'eux, le rein topographiquement gauche y étant rudimentaire; chez tous les autres Gastropodes, le rein topographiquement droit (qui chez les Aspidobranches *Haliotis* et *Trochus* est déjà sans communication péricardique) n'existe plus (dans *Paludina*, on retrouve, pendant le développement, les deux reins, mais le rein topographiquement droit disparaît).

Le rein est toujours un organe dorsal, situé dans le voisinage du péricarde, avec lequel il communique par un orifice cilié. Il s'ouvre directement au dehors dans le voisinage de l'anus (fig. 39, 55, 57), (sauf de rares cas : *Janus*), parfois même dans un cloaque commun : Gymnosomes (fig. 72) et certains Pulmonés (fig. 42). Son ouverture est portée sur une papille dans les Aspidobranches à deux reins (fig. 57) et est constituée par une simple fente chez la plupart des Opisthobranches et les Pectinibranches, excepté *Paludina* et *Valvata*. Dans ces derniers, il existe un uretère, débouchant au bord du manteau; la même disposition se rencontre dans les Pulmonés où l'uretère est surtout long chez les Stylommatophores (fig. 42, V), dans lesquels il débouche avec l'anus.

Dans la disposition la plus simple, le rein est un sac à paroi épithéliale secrétante. Par le plissement de cette paroi, la cavité se subdivise et l'organe prend une texture alvéolaire et spongieuse; mais dans diverses formes pélagiques, il redevient un organe tubuliforme transparent (Hétéropodes, fig. 64; certains Ptéropodes; *Phyllirhoe*, fig. 77). Il forme une masse sans saillies extérieures (divisée pourtant en deux lobes dans la généralité des Sténoglosses et quelques Ténioglosses : *Ampullaria*, *Cypræa*), sauf chez la grande majorité des Nudibranches (fig. 39, XII), où il s'étend entre les organes de presque tout le corps.

Outre son rôle excréteur, le rein peut encore jouer celui d'organe vecteur des produits génitaux; c'est le cas pour le rein droit de tous les Aspidobranches (moins les Néritacés), exemple : *Haliotis*, où la glande génitale s'ouvre dans le rein par une large fente et *Fissurella* où elle y débouche par une papille, non loin de l'orifice extérieur du rein.

2° Les *glandes péricardiques* se trouvent situées chez les Aspido-

branches et *Valvata*, sur la paroi extérieure des oreillettes. Ailleurs, elles sont localisées sur la paroi intérieure du péricarde : quelques Pectinibranches (*Littorina*, *Cyclostoma*) et certains Opisthobranches (Pleurobranches, Nudibranches) ou sur l'origine (intrapéricardique) de l'aorte : Aplysiens.

6. Système reproducteur. — Les Gastropodes dioïques sont tous les Streptoneures, à l'exception des genres *Valvata, Marsenina*, *Onchidiopsis* et *Entoconcha*. Les Gastropodes hermaphrodites sont tous les Euthyneures et les quatre genres précités de Streptoneures.

1° *Dioïques.* — Le dimorphisme sexuel est généralement peu marqué; les mâles ne se reconnaissent extérieurement qu'à leur pénis lorsqu'il existe : cependant, leur taille est souvent plus petite que celle des femelles (exemple : Rhipidoglosses, *Littorina*, etc.) et leur forme plus élancée; en outre, on trouve parfois des différences sexuelles dans l'ouverture de la coquille (*Littorina obtusata*), l'opercule (certains Cérithes), les dents de la radula (Nassacés).

La glande génitale est unique, généralement située au côté dorsal et au sommet de la masse viscérale. C'est une glande « en grappe », constituée de très nombreux acini, formant soit une masse compacte, soit des ramifications sur et dans le foie. Chez les Scutibranches (hormi les Néritacés), elle débouche dans le rein droit, qui transporte les produits génitaux au dehors. Dans les Néritacés et les Pectinibranches, la glande a toujours un orifice extérieur propre et presque toujours un conduit génital plus ou moins long (encore incomplètement fermé dans divers *Melaniidæ*, *Cerithiidæ*, *Turritellidæ*, *Vermetidæ*); ce conduit s'ouvre dans la cavité palléale, à droite de l'intestin, dans les deux sexes, chez les *Ampullariidæ* et chez les formes où le pénis manque encore (c'est-à-dire, outre les quatre familles qui sont citées plus haut : les *Capulidæ*, *Hipponycidæ*, *Janthinidæ*, *Solariidæ*). Partout ailleurs, le conduit mâle ou spermiducte diffère du conduit femelle ou oviducte par l'organe copulateur qui le termine. Ce spermiducte est alors originairement continué par un sillon ou gouttière séminale qui s'étend jusqu'à l'extrémité du pénis (sillon pouvant toutefois se fermer souvent en partie et ne rester ouvert que vers le pénis ou sur lui), exemples : un certain nombre de Ténioglosses. *Ampullaria*, *Littorinidæ*, *Modulidæ*, *Struthiolariidæ*, *Chenopidæ*, *Cassididæ*, *Doliidæ*, *Tritonidæ*, *Naticidæ*, *Cypræidæ*, *Calyptræidæ*, *Strombus*, fig. 25; quelques Sténoglosses : *Murex*, *Magilus*, *Voluta*,

Lyria, *Harpidæ*, *Terebra*, et tous les Hétéropodes, fig. 67. Ce spermiducte est entièrement fermé sur toute sa longueur, et le pénis creux (exemple : *Pyrula*, fig. 40) partout ailleurs, c'est-à-dire dans un certain nombre de Ténioglosses et presque tous les Sténoglosses.

Le pénis existe dans les Néritacés et tous les Pectinibranches, moins les quelques familles citées précédemment; dans ces dernières, l'accouplement est par conséquent impossible, comme chez les Aspidobranches. Le pénis n'existe plus qu'à l'état rudimentaire dans les formes devenues sédentaires (*Magilus*); ailleurs, il constitue une saillie bien développée, non invaginable, située à la partie antérieure du corps, au côté droit (sauf les cas de situs inversus). Suivant l'endroit où le spermiducte est venu se terminer, le pénis s'est développé aux dépens de la tête (exemple: Néritacés, *Paludina* [où il est une partie du tentacule droit]), du manteau (*Ampullariidæ*) et du pied (la généralité des cas). Il est parfois pourvu d'un fouet extérieur ou flagellum (exemple: presque tous les *Littorinidæ*, sauf *Cremnoconchus; Dolium*, et surtout *Hydrobia*, *Bithynia*, des *Naticidæ*, les *Lamellariidæ* et les Hétéropodes).

Les conduits génitaux des Gastropodes dioïques présentent rarement des organes annexes : il existe pourtant, dans certains cas, des glandes sur la paroi intérieure distale de l'ovaire (*Fissurella*), ou une région glandulaire à l'oviducte, parfois différenciée en glande albuminipare (*Ampullaria*, *Paludina*, *Naticidæ*, *Lamellariidæ*, *Calyptræidæ*, *Triton* et *Cassidaria*). Il y a une poche copulatrice (ou receptaculum seminis) dans les Néritacés, *Paludinidæ*, *Cyclostomatidæ* et Hétéropodes. *Ampullaria* et les Hétéropodes mâles ont aussi une vésicule séminale (fig. 64). Assez souvent, le pénis présente des glandes très marquées à sa surface (exemple: dans les *Littorinidæ*, *Cassis*, *Terebra*, etc., et les Hétéropodes).

2° *Hermaphrodites*. — La glande génitale a ordinairement la même situation et les mêmes rapports que celle des Streptoneures dioïques. Mais elle peut être encore plus divisée (exemple: quelques *Helix* [*exoleta*]; certains Nudibranches: *Phyllirhoe*, fig. 77, Elysiens). Elle a toujours un conduit à orifice extérieur propre, et un pénis, invaginable chez la généralité des Euthyneures. La glande diffère de celles des Streptoneures dioïques par la formation d'œufs et de spermatozoïdes chez le même individu. Dans la disposition la plus archaïque, les deux sortes de produits prennent naissance côte à côte: *Valvata*, la plupart des Tectibranches et des Pulmonés; une spécia-

lisation consiste dans la séparation d'acini mâles et femelles, ces derniers s'ouvrant dans les sacs spermatogènes : Pleurobranches, la plupart des Nudibranches (fig. 43), à l'exception des Elysiens. *Entoconcha*, seul (fig. 63), a des sacs, mâles et femelle, tout à fait séparés.

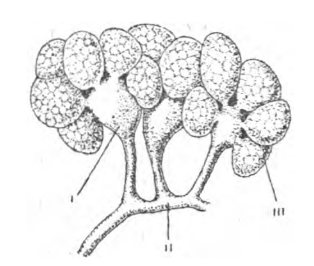


Fig. 43. — Trois lobes de la glande hermaphrodite de *Polycera ocellata*, grossis; d'après HANCOCK. I, cavité centrale, mâle; II, conduit hermaphrodite; III, acinus femelle.

Dans la disposition la plus simple, le conduit génital est hermaphrodite (spermoviducte) sur toute sa longueur, ou *monaule ;* il présente généralement alors, dans son intérieur, un repli longitudinal; l'orifice hermaphrodite est situé au côté droit, vers l'ouverture de la cavité palléale, et se trouve relié par une gouttière séminale au pénis placé plus en avant (exemple : Bulléens, y compris les Thécosomes, fig. 71 ; Aplysiens, y compris les Gymnosomes, fig. 41). Ce sillon venant à se fermer, par spécilisation, il en résulte que le conduit hermaphrodite se bifurque en un point et devient *diaule : Valvata* (fig. 44), *Pleurobranchidæ*, généralité des Nudibranches (sauf les Doridiens et la plupart des Elysiens), Pulmonés(fig. 45). Au point de bifurcation, les deux parties mâle et femelle sont séparées par une fente étroite ou un petit orifice, laissant passer seulement les spermatozoïdes (fig. 46).

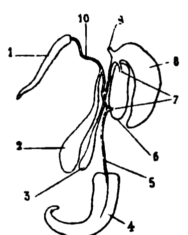


Fig. 44. — Organes génitaux de *Valvata piscinalis*, grossis; d'après BERNARD. 1, pénis; 2, prostate; 3, poche copulatrice; 4, glande hermaphrodite; 5, conduit hermaphrodite; 6, utérus; 7, conduit femelle; 8, glande albuminipare; 9, orifice femelle; 10, conduit mâle.

Les deux orifices, mâle et femelle, sont alors plus ou moins éloignés : *Valvata*, généralité des Basommatophores, *Onchidium*, *Vaginulus ;* ou rapprochés : généralité des Nudibranches; ou réunis dans un cloaque commun, Stylommatophores (fig. 45), *Siphonaria*. Le conduit femelle (comme le conduit hermaphrodite des Monaules) présente généralement, vers son orifice, une poche copulatrice, XIV (avec branche accessoire dans certains Pulmonés : *Helix aspersa*, etc.).

Une troisième différenciation des conduits génitaux se produit quand le conduit femelle se bifurque à son tour, par la séparation de la poche copulatrice, qui acquiert une ouver-

ture distincte et reste jointe à l'oviducte par son extrémité profonde : il y a ainsi deux orifices femelles extérieurs : un copulateur et un oviducal. Le conduit génital est alors trifurqué ou *triaule* (Doridiens, et la plupart des Élysiens, *Zonites arboreus* [Pulmoné]).

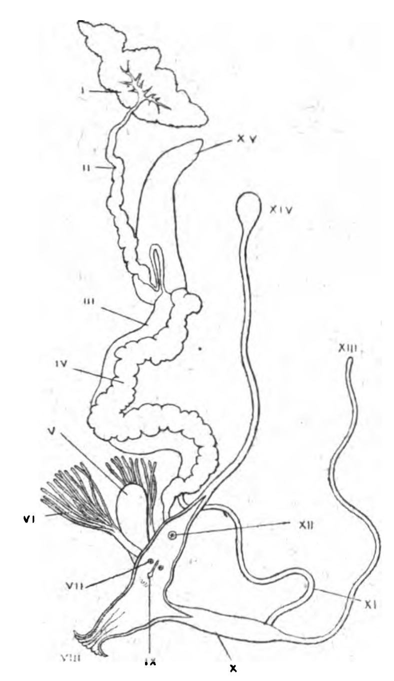


Fig. 45. — Organes génitaux de *Hélix pomatia*, le vestibule ouvert ; d'après Gratiolet ; I, glande hermaphrodite; II, conduit hermaphrodite; III, partie utérine du spermiducte; IV, oviducte glandulaire; V, poche du dard; VI, vésicules multifides; VII, orifice de VI; VIII, orifice génital commun; IX, orifice de V; X, pénis dans son fourreau; XI, spermiducte; XII, orifice de l'oviducte dans le vestibule; XIII, flagellum; XIV, poche copulatrice; XV, glande albuminipare.

Le pénis est toujours invaginable, céphalique chez les Pulmonés, pédieux chez la plupart des Opisthobranches; il porte souvent un appendice chez les Monaules, et parfois des formations chitineuses : stylet unique (*Planorbis*, *Glaucus* et divers autres Nudibranches, où il est pourvu d'une poche spéciale dans plusieurs *Doris*); stylets multiples (certains autres Nudibranches).

Les Gastropodes hermaphrodites possèdent des organes génitaux annexes très nombreux et variés, outre la poche copulatrice susindiquée. Une glande « albuminipare » et une glande muqueuse « de la glaire » se trouvent sur les conduits monaules, généralement vers la terminaison. Dans les Diaules pulmonés, une glande albuminipare volumineuse existe sur la partie hermaphrodite (fig. 45) et une glande de la glaire sur la partie femelle des Basommatophores, correspondant aux glandes utérines (fig. 45) des Stylommatophores. Les Opisthobranches diaules et triaules ont aussi une glande de l'albumine et de la glaire voisines, sur la partie oviducale du conduit génital. La portion oviducale terminale des Stylommatophores montre encore un manchon glandulaire (*Zonites*) ou deux « vésicules multifides » à ramifications en nombre variable (fig. 45), et, débouchant entre elles deux, une poche spéciale, vraisemblablement vésicule multifide spécialisée (fig. 45, V).

dans laquelle se sécrète un dard calcaire acéré; avant l'accouplement, la poche du dard est dévaginée avec toute la partie terminale commune (vestibule) des organes génitaux, et le dard, caduc, vient piquer la peau du conjoint

La portion spermiducale présente parfois une glande prostatique allongée (divers Opisthobranches : Bulléens et Élysiens). Le pénis de certains Stylommatophores possède un long cæcum creux, le flagellum (fig. 45, XIII), dans lequel se sécrète le spermatophore ou capréolus, étui corné, mince, fermé à un bout, fendu à l'autre et enveloppant une certaine quantité de sperme (quand le flagellum manque, c'est la partie profonde du pénis qui produit ces étuis.) Ces appareils présentent parfois des denticulations et même des arborescences (fig. 47).

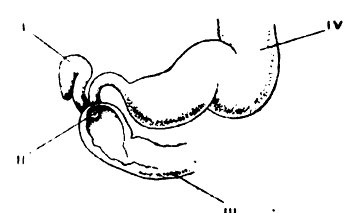


Fig. 46. — Point de bifurcation du conduit hermaphrodite de *Doris tuberculata*, grossi, d'après Baudelot. I, oviducte: II, orifice du conduit hermaphrodite dans le spermiducte; III, spermiducte; IV, conduit hermaphrodite.

La glande hermaphrodite n'expulse pas simultanément des œufs et des spermatozoïdes; la descente des œufs n'a lieu que pendant un temps très court après l'accouplement. Il y a, d'une façon générale, hermaphroditisme protandrique, les premiers produits mûrs étant des spermatozoïdes. Cet hermaphroditisme est insuffisant, l'union des deux individus étant nécessaire pour la fécondation. Il y a cependant des exemples de Pulmonés isolés dès leur naissance et ayant pondu des œufs qui se sont développés (*Zonites cellarius*, *Limnæa*).


Fig. 47. — Spermatophore de *Nanina Wallacei*, grossi; d'après Pfeffer.

3° La *fécondation* se fait par accouplement partout où existe un pénis (dans des formes sans pénis — par exemple *Patella*, — on peut réussir la fécondation artificielle); pendant l'acte, la verge s'enfonce dans la poche copulatrice, lorsqu'il y en a une, et y laisse le sperme qui fécondera les œufs à leur passage dans l'oviducte. Cet accouplement et la ponte consécutive se font à des saisons variées, depuis le premier printemps et même jusqu'en hiver (*Patella*, dans l'Océan).

Dans les Pulmonés à orifice génital commun (Stylommatophores),

les deux individus accouplés se fécondent réciproquement, jouant chacun le rôle de mâle et de femelle; il en est de même pour la plupart des Nudibranches. Chez les hermaphrodites à orifices génitaux plus ou moins éloignés, le même animal peut aussi remplir le rôle de mâle et de femelle, mais non simultanément, si ce n'est alors par rapport à deux individus différents formant avec lui une « chaîne » (exemple : Limnées, Aplysiens, etc.); l'accouplement de deux individus s'y fait comme chez les Gastropodes dioïques (fig. 48).

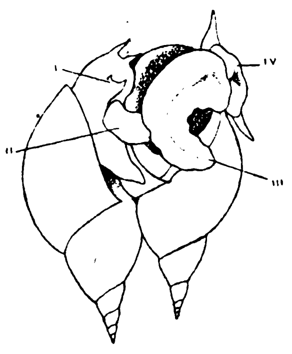


Fig. 48.— Deux *Limnæa stagnalis* accouplés, celui de gauche fonctionnant comme mâle; vus ventralement; d'apprès STIEBEL. I, tentacule; II, pénis; III, pied; IV, voile buccal (palpes).

Les œufs sont pondus ou se développent dans l'organisme maternel.

A. La *ponte* se fait peu de jours après l'accouplement (un jour seulement dans divers Nudibranches, parfois quinze jours chez certains *Helix*). Dans les formes qui ne s'accouplent pas, les œufs sont généralement pondus isolément, sans enveloppe protectrice accessoire (*Patella*, *Haliotis*); cependant, chez *Fissurella*, ils sont agglutinés dans une glaire. Ailleurs, la ponte affecte des formes très diverses : dans les Gastropodes aquatiques, surtout Euthyneures, les œufs sont généralement réunis dans une masse ou ruban gélatineux (Pulmonés basommatophores; Opisthobranches, où le ruban est plus ou moins enroulé; *Bithynia*, *Valvata*, Hétéropodes, etc.). Ailleurs, ils sont contenus, au nombre de plusieurs (sans cependant que tous se développent complètement) dans des coques dures et coriaces : chez les Rhachiglosses, où ces coques sont accolées les unes aux autres (*Buccinum, Fusus, Pyrula*) ou fixées côte à côte (*Purpura*, *Nassa*, *Murex*, fig. 49). Les coques de *Natica* forment, avec du sable agglutiné, un ruban corné; *Lamellaria* dépose ses œufs dans une sorte de nid creusé sur des Synascidies Divers Streptoneures fixent les leurs sur une partie de leur corps ou de leur coquille, et ceux-ci ne se développent que là : *Hipponycidæ*, *Capulidæ* (et *Calyptræa*), *Leptoconchus;* les *Janthina* ovipares (sous leur flotteur); *Vermetus*, sur la face intérieure de la coquille; *Nerita*, sur sa face externe.

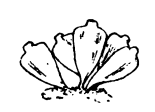


Fig. 49. — Ponte de *Murex*.

Les Pulmonés stylommatophores pondent généralement des œufs isolés, à enveloppe glutineuse ou calcaire (exemple : certains *Helix*, *Testacella*, *Bulimus*, où ils dépassent parfois la grosseur d'œufs d'oiseau : 3 centimètres de longueur) ; *Succinea* enveloppe ses œufs d'une masse gélatineuse quand il les pond dans l'eau.

B. Les petits sortent vivants de la mère dans divers *Paludina*, *Littorina*, *Cymba*, *Janthina*, *Melania* et dans *Entoconcha*, parmi les Streptoneures, et chez certains *Clausilia*, *Pupa*, *Helix* indigènes, et divers Pulmonés exotiques (*Achatina*, un *Vitrina*, etc.).

7. **Développement**. — Pour ce qui concerne la segmentation, la formation des feuillets et des organes de l'adulte, voir les généralités sur les mollusques, pages 19 et suivantes. Pour le reste, il y a à distinguer, dans le développement des Gastropodes, des caractères particuliers de leurs organes embryonnaires : velum, cœurs et reins larvaires, des métamorphoses postlarvaires et la torsion qui se produit pendant le développement.

1° *Velum*. — Le cercle cilié locomoteur antéro-postérieur qui circonscrit l'aire apicale (exemple : *Patella*, fig. 8; *Paludina*, fig. 1 et 10; encore avec un flagellum en son milieu chez le premier) développe, en faisant saillie, un voile formé de deux lobes latéraux à bords ciliés (fig. 11); ces lobes peuvent à leur tour se diviser en deux (fig. 47) ou trois lobes secondaires (*Atlanta*, « *Ethella* »). Le voile est rudimentaire ou nul dans les Pulmonés — sauf *Gadinia* et *Onchidium* (il ne se développe qu'un peu sur les côtés, sans être continu, chez les Basommatophores) — et chez les Streptoneures vivipares. Le stade véligère est parfois prolongé chez des larves pélagiques, où le velum se conserve avec des lobes très longs, alors que la face plantaire du pied replateur est déjà bien développée (exemples : *Mac Gillivraya*, « *Agadina* », etc., formes larvaires spéciales de Streptoneures, qu'on a considérées comme des genres distincts).

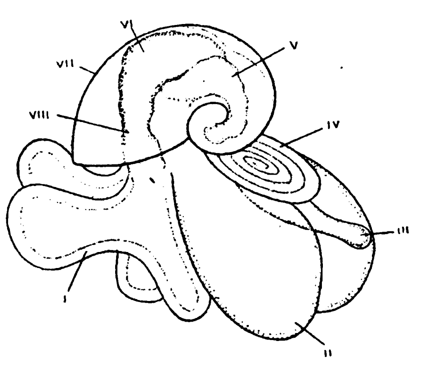


Fig. 50. — Larve de *Cymbulia Peroni*, × 30 environ; d'après Krohn. I, velum; II, nageoire; III, appendice postérieur du pied; IV, opercule; V, foie; VI, estomac; VII, coquille; VIII, œsophage.

2° Les *sinus contractiles* superficiels sont des portions de la paroi du corps, modifiées pour servir temporairement à faire circuler le fluide nutritif dans le système de cavités (reste du blastocèle) qui correspondent à celles de l'appareil circulatoire de l'adulte; dans ces sinus se trouvent des éléments musculaires.

Ces organes, acquis dans le cours de l'ontogénie, se développent en des points différents; il s'en trouve fréquemment un entre le pied et l'anus, en avant de la cavité palléale (*Helix*, *Bithynia*, *Vermetus*, *Nassa*, et presque tous les Gastropodes marins, y compris les « Ptéropodes », Hétéropodes et Nudibranches), qui se déplace avec elle (fig. 53, II), par le côté droit, vers la nuque, et finit par être partiellement dans l'intérieur de cette cavité. Ailleurs, il existe un sinus « voilier » dorsal (Basommatophores), ou une vésicule caudale (sinus pédieux postérieur : *Arion*, *Limax*).

3° Les *reins embryonnaires* pairs, symétriques et antérieurs, existent en arrière du velum, sur les côtés, chez divers Streptoneures (*Paludina*, *Bithynia*, où ils ont un orifice extérieur; *Janthina*, Rhachiglosses), divers Nudibranches et les Pulmonés. Ces organes sont surtout bien connus dans ces derniers : ils y constituent (fig. 51) un canal ouvert aux deux extrémités; ils débouchent antérieurement dans la cavité générale céphalo-pédieuse par un tube cilié, et possèdent une partie centrale, renflée, présentant des concrétions et un orifice externe au côté de la nuque.

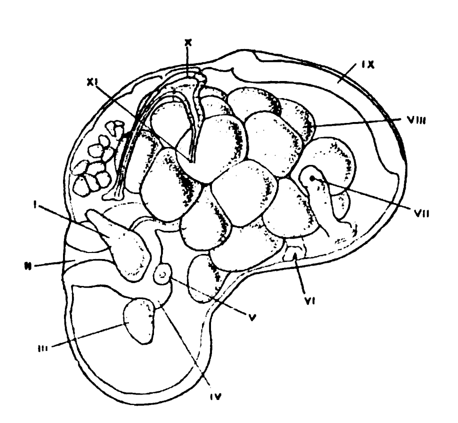


Fig. 51. — Embryon de *Planorbis contortus*, vu du côté gauche, × 150; d'après Fol. I, ganglion cérébral; II, bouche; III, ganglion pédieux; IV, sac radulaire; V, otocyste; VI, anus; VII, orifice extérieur du nephridium; VIII, sac nourricier, ébauche du foie; IX, bourrelet coquillier; X, rein embryonnaire; XI, son orifice extérieur.

4° *Métamorphoses postlarvaires*. — Le voile disparaît par résorption. L'opercule tombe dans divers cas, et la coquille également, chez les formes nues (fig. 24). Il est rare qu'il existe une seconde forme larvaire, après la disparition du voile et avant le passage à l'état adulte : c'est le cas pour les « Gymnosomes », où, avant le développement complet des nageoires (fig. 52 et 73), se for-

ment trois cercles ciliés transversaux, tous postérieurs à l'ouverture buccale : le premier constitué par des portions interrompues, le deuxième, vers le milieu du corps et le troisième vers l'extrémité aborale. Les deux cercles postérieurs (surtout le troisième) se conservent fort tard, parfois même chez l'adulte.

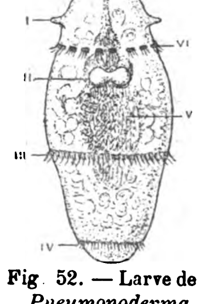


Fig. 52. — Larve de *Pneumonoderma*, grossi; vu dorsalement. I, tentacule antérieur; II, ganglion cérébral; III, deuxième cercle; IV, troisième cercle; V, masse viscérale; VI, premier cercle; VII, bouche.

5° *Torsion et asymétrie d'organisation des Gastropodes.* — Jusqu'au stade trochosphère, la larve est strictement symétrique; mais ultérieurement commence la torsion dont résulte l'*asymétrie caractéristique des Gastropodes adultes*. Le processus suivant lequel est produite cette torsion se rapporte, en dernière analyse, à un phénomène morphologique général dans l'embranchement des mollusques (Céphalopodes [fig. 119], Scaphopodes [fig. 86], divers Lamellibranches [fig. 115]) : torsion ventrale, dans le sens sagittal postéro-antérieur, dont le résultat est de rapprocher les deux extrémités du tube digestif. En effet, dans le développement, l'ouverture de la cavité palléale et l'anus, d'abord postérieurs, sont ramenés en avant, ventralement (fig. 53, III).

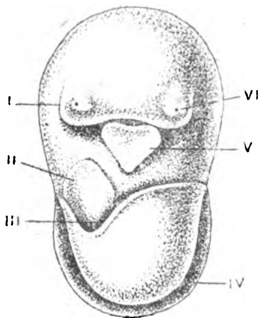


Fig. 53. — Embryon de *Vermetus*, vu ventralement, grossi; d'après SALENSKY. I, velum; II, cœur embryonnaire; III, ouverture de la cavité palléale; IV, coquille; V, pied; VI, œil.

Pendant cette torsion ventrale se produit aussi l'enroulement du sac viscéral et de la coquille. Primitivement, cette dernière était en forme d'écuelle; mais la torsion ventrale (rapprochant les deux extrémités) ayant donné à la masse viscérale et au manteau qui la recouvre la forme d'un dé à coudre ou d'un cône plus ou moins surbaissé, la coquille a pris également cette forme; ensuite, elle s'est enroulée vers le dos ou en avant, c'est-à-dire que son enroulement est exogastrique, ainsi qu'on l'a constaté dans *Patella* et *Fissurella* (et cela concorde avec le sens de l'enroulement chez les autres mollusques sans torsion latérale, à coquille enroulée : *Nautilus*, où l'enroulement est aussi exogastrique). Mais, dans les Gastropodes adultes, cet enroule-

ment devient secondairement ventral ou endogastrique, par suite d'une torsion latérale subsidiaire à la torsion ventrale primitive, celle-ci étant devenue insuffisante pour rapprocher les deux extrémités du tube digestif.

En effet, le développement en longueur du pied (primitivement petit, fig. 53) fait ultérieurement obstacle à ce rapprochement, puisqu'il tend à écarter de nouveau, de la tête, l'ouverture palléale avec les orifices anal, rénaux et les organes respiratoires. Ce rapprochement se fait donc forcément par une torsion *latérale*, dans un plan à peu près perpendiculaire à celui de la première.

Cette torsion latérale s'observe dans le développement : l'ouverture palléale y passe de la face postérieure ventrale au côté latéral droit (dans les espèces dextres), puis à la face antéro-dorsale (exemple, *Vermetus*, fig. 53). Donc, si l'animal a la bouche tournée vers l'observateur, cette torsion suit le mouvement des aiguilles d'une montre (fig. 54).

Fig. 54. — Schéma du phénomène de torsion des Gastropodes. 1° Embryon avant la torsion, vu du côté gauche; 2° le même vu ventralement; la flèche indique le sens de la torsion; 3° Gastropode après la torsion, vue orale. — Lettres communes : *A*, anus; *B*, bouche; *C*, ganglion cérébral; *I*, ganglion infra-intestinal; *P*, pied; *S*, ganglion supra-intestinal; *V*, ganglion abdominal.

Pendant cette torsion, il se produit nécessairement les changements suivants dans l'organisation originelle des Gastropodes :

A. — L'anus est transporté en avant, et les organes situés de part et d'autre de cet orifice exécutent un chassé-croisé : ceux qui étaient morphologiquement droits deviennent topographiquement gauches, et vice versa (dans des formes à spécialisation extrême de différents groupes, l'anus peut se reporter secondairement en arrière; il y a toujours alors, en même temps, réduction ou disparition du manteau et de la coquille et opisthobranchialisme : *Pterotrachea* [fig. 67], *Aplysia*, Doridiens [fig. 39], *Janus* [fig. 37], *Alderia*, *Limapontia*, *Testacella*, *Onchidium*, *Vaginulus* [fig. 84]).

B. — La commissure viscérale (sauf, si elle est raccourcie et presque entièrement contenue dans la région céphalique : Euthyneura)

est tordue (fig. 54, 3°), tout en restant à l'entour du tube digestif : sa moitié droite, avec son ganglion (*S*), passe dorsalement au tube digestif, vers le côté gauche, d'où le nom de *supra-intestinal* qu'ont reçu cette branche et son ganglion; tandis que la moitié gauche passe en dessous vers le côté droit, ce qu'exprime le nom *infra-intestinal* donné à cette partie de la commissure et à son centre (fig. 54, *I;* 55).

C. — L'enroulement du sac viscéral et de la coquille devient endogastrique : ces parties exécutent, en effet, une rotation de 180°. Or, la coquille et son contenu étaient d'abord à enroulement dorsal ou exogastrique; l'enroulement deviendra donc nécessairement ventral ou endogastrique (exemple : *Planorbis*). Mais cet enroulement ne reste pas dans un même plan, et la spire fait peu à peu saillie du côté originairement gauche, c'est-à-dire finalement et topographiquement droit, chez l'adulte.

Dans les formes à torsion dextre, l'enroulement est ainsi également dextre (dans le sens du mouvement des aiguilles d'une montre, si l'on regarde du côté de la spire) et n'est nullement la cause de cette torsion. Mais il peut changer dans les cas d'hyperstrophie. Cet enroulement de la masse viscérale et de la coquille peut disparaître chez l'adulte, en laissant la torsion inaltérée et produisant une symétrie *extérieure* secondaire.

D. — La symétrie d'organisation originelle disparaît : l'asymétrie qui se produit est en rapport, dans son sens, avec le sens de l'enroulement (sauf les cas d'hyperstrophie). L'anus ne reste pas au milieu de la cavité palléale et se porte plus à droite; les organes qui se trouvent dans la moitié topographiquement droite (morphologiquement et originairement gauche) s'atrophient (*Haliotis*) et disparaissent : l'asymétrie des Gastropodes a pour caractère essentiel l'atrophie ou la disparition de la moitié gauche (topographiquement droite) du complexe circumanal : cténidie, osphradium, glande hypobranchiale, rein. Il n'y a en effet, du côté topographiquement droit de l'anus, que l'orifice génital; mais celui-ci n'est pas un organe originel : primitivement, les glandes génitales s'ouvraient dans les reins; et, aussitôt que l'asymétrie commence, alors qu'il reste cependant encore deux reins, les produits génitaux débouchent seulement dans le rein droit (*Patella, Fissurella*, etc.). Par suite, ce rein ne peut disparaître entièrement et persiste partiellement sous forme de conduit génital. Ce dernier est le reste du rein topographiquement droit.

Une tendance à la détorsion s'observe dans les Opisthobranches et

Pulmonés : chez ceux à coquille et cavité palléale, celle-ci est ouverte plus en arrière, sur le côté (donc, elle n'est plus autant ramenée en avant), et la commissure viscérale n'est plus croisée (sauf chez *Actæon*), d'autant plus qu'elle est généralement raccourcie et ramenée entièrement dans la région céphalique. La détorsion est complète dans les Thécosomes droits : on y constate une torsion de 180° en sens inverse de la torsion originelle (de même valeur) des Gastropodes : torsion nouvelle dont résulte l'enroulement du conduit génital autour du tube digestif (fig. 71) et le retour de la cavité palléale au côté ventral.

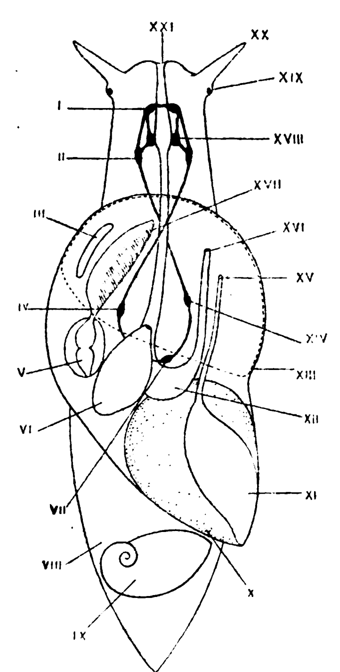


Fig. 55. — Schéma de l'organisation d'un Gastropode (spécialement d'un Streptoneure), vu dorsalement. I, ganglion cérébral; II, ganglion pleural; III, osphradium; IV, ganglion supra-intestinal; V, cœur dans le péricarde; VI, rein; VII, ganglion abdominal; VIII, pied; IX, opercule; X, foie; XI, glande génitale; XII, estomac; XIII, contour de la chambre palléale; XIV, ganglion infra-intestinal; XV, orifice génital; XVI, anus; XVII, branchie; XVIII, ganglion pédieux; XIX, œil; XX, tentacule; XXI, bouche.

8. **Définition générale.** — Les Gastropodes sont des mollusques à pied ventral, ordinairement reptateur, toujours caractérisés par leur asymétrie d'organisation; celle-ci consiste généralement :

1° Dans la disparition — ou au moins la réduction — de l'oreillette, de la branchie, de la glande hypobranchiale, de l'osphradium et du rein, morphologiquement gauches (mais topographiquement droits, par suite d'une torsion qui a ramené en avant l'ouverture de la cavité palléale, avec le complexe circumanal);

2° Dans l'ouverture, au côté droit, du rectum et du conduit génital (dans les cas de *situs inversus*, l'asymétrie est gauche).

II. — Éthologie.

Les Gastropodes sont essentiellement des animaux aquatiques; les plus archaïques sont marins; quelques formes sont spéciales aux eaux

saumâtres. Dans l'eau douce, il existe divers Streptoneures (certains *Neritidæ*, les *Ampullariidæ*, *Paludinidæ*, *Valvatidæ*, *Bithyniidæ*, *Hydrobiidæ;* certains *Cerithiidæ*, les *Melaniidæ*, *Cremnoconchus*, *Canidia*), et presque tout un groupe de Pulmonés (les Basommatophores). Enfin, les Pulmonés stylommatophores et certains Streptoneures (*Helicinidæ*, *Cyclophoridæ*, *Cyclostomatidæ*, *Aciculidæ*), sont terrestres.

On en connaît plus de dix-sept mille espèces actuelles, réparties sur toutes les régions de la terre : certaines formes marines vivent jusqu'à 5,000 mètres de profondeur; quelques Pulmonés se rencontrent vers 5,500 mètres au-dessus du niveau de la mer (Himalaya); des Gastropodes d'eau douce (*Hydrobiidæ*, Basommatophores) habitent jusqu'à 350 mètres sous la surface de certains lacs. La distribution géologique montre que ces animaux existaient déjà au commencement de l'époque paléozoïque (dans le cambrien).

Le régime alimentaire varie avec les groupes; généralement, le régime carnassier est une spécialisation, souvent accompagnée de la formation d'une trompe. Les Gastropodes sont rampeurs sur le fond, ou, dans une position renversée, sur le mucus que déposent à la surface de l'eau les glandes du sillon antérieur du pied; sauteurs (*Strombidæ*); nageurs (Hétéropodes; « Ptéropodes », *Phyllirhoe*, etc.). Certains d'entre eux sont sédentaires, à l'état adulte, fixés par la substance de leur coquille (*Vermetus*, *Magilus*, *Hipponyx*); d'autres sont parasites (d'une façon générale sur ou dans des Echinodermes) et appartiennent surtout à deux groupes : *a*) *Capulidæ*, parasites extérieurs (déjà à l'époque paléozoïque); *b*) *Eulimidæ*, *Pyramidellidæ* et *Entoconchidæ* (*Stylifer*, fig. 61; *Eulima* et *Entoconcha*, fig. 63, dans des Holothuries).

III. — Systématique.

La classe comprend deux sous-classes bien distinctes : *Streptoneura* et *Euthyneura*.

1re sous-classe : STREPTONEURA, Spengel.

Synonymie : *Prosobranchia*, Milne Edwards (*sens. lat.*); *Cochlides*, von Jhering.

Ce sont des Gastropodes normalement dioïques, caractérisés par leur commissure viscérale tordue en 8 et dont la moitié droite est

située au-dessus du tube digestif (*supra-intestinale*), la moitié gauche en-dessous (*infra-intestinale*) (fig. 2, 55, 56). Il arrive souvent que les ganglions pleuraux soient unis à la branche opposée de la commissure viscérale par une anastomose de leur nerf palléal (= dialyneurie) (fig. 56, VI) ou directement (par un connectif plus ou moins court) au ganglion placé sur cette branche (fig. 56) (= zygoneurie, plus fréquente et plus importante à droite : du ganglion pleural droit, XIX au ganglion infra-intestinal, VII).

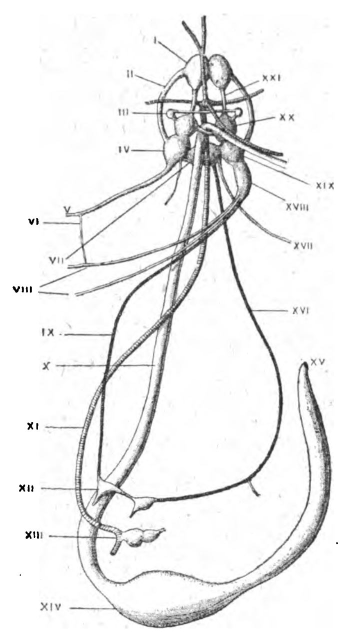


Fig. 56. — Système nerveux de *Buccinum undatum*, vu dorsalement, dans ses rapports avec les systèmes digestif et circulatoire; d'après Bouvier. I, ganglion pédieux; II, connectif pleuro-pédieux; III, otocyste; IV, ganglion pleural; V, nerf palléal; VI, anastamose palléo-viscérale gauche; VII, ganglion infra-intestinal; VIII, nerfs branchiaux; IX, commissure viscérale (branche supra-intestinale); X, œsophage; XI, aorte; XII, ganglion abdominal; XIII, cœur; XIV, estomac; XV, anus; XVI, commissure viscérale (branche infra-intestinale); XVII, nerf palléal; XVIII, ganglion supra-intestinal; XIX, ganglion pleural droit; XX, glanglion cérébral droit; XXI, connectif cérébro-pédieux.

La tête porte une seule paire de tentacules. Lorsque la radula comprend plus d'une dent de chaque côté de la médiane, il y en a de plusieurs formes dans chaque rangée transversale. Le cœur est presque toujours en arrière de la branchie (fig. 40, 55).

Cette sous-classe renferme deux ordres : Aspidobranches et Pectinibranches.

1er ordre : **Aspidobranchia.**

Synonymie : *Diotocardes ; Scutibranchia.*

Streptoneures à système nerveux peu concentré (fig. 2), dont les centres pédieux ont la forme de longs cordons ganglionnaires à la tête desquels les centres pleuraux sont accolés ; les ganglions cérébraux, écartés l'un de l'autre, sont joints par une longue commissure, en avant de la masse buccale et des glandes salivaires ; il existe une commissure cérébrale infra-œsophagienne « labiale » (fig. 2, XVI). L'osphradium est peu développé, situé sur le nerf branchial ; l'otocyste renferme de

nombreuses pierres auditives (otoconies); l'œil est ouvert (fig. 31) ou fermé, avec une très petite cornée (*pellucida*).

La radula a des dents centrales multiples. Les cténidies existent presque toujours : elles sont bipectinées et libres distalement. Le plus souvent, les Aspidobranches présentent des restes bien marqués de la symétrie bilatérale : deux oreillettes et deux reins; ces derniers sont ouverts au dehors sur de courtes papilles. La glande génitale, sans organe accessoire, débouche dans le rein droit (sauf chez les Néritacés, où il n'y a plus qu'un rein, le gauche, à ouverture en forme de fente, et un orifice génital propre).

L'ordre *Aspidobranchia* comprend deux sous-ordres : *Docoglossa* et *Rhipidoglossa*.

1er sous-ordre : **Docoglossa.**

Synonymie : *Patelliens ; Hétérocardes.*

Le système nerveux (fig. 2) est sans dialyneurie (anastomose des ganglions pleuraux à la branche opposée de la commissure viscérale, par le nerf palléal); les yeux sont ouverts, sans cristallin; il y a deux osphradies, mais pas d'opercule ni de glandes hypobranchiales. La mandibule est impaire et dorsale; la radula est formée de dents en forme de poutres et a au maximum trois dents marginales de chaque côté; le cœur a une seule oreillette (fig. 38) et n'est pas traversé par le rectum, non plus que le péricarde. La masse viscérale est en forme de cône, sans tortillon.

Famille Acmæidæ.

Une branchie cténidiale (gauche) bipectinée, libre sur une très grande étendue.

Acmæa, Eschscholtz. Pas de branchies palléales : *A. virginea*, Müller; Océan Atlantique. — *Scurria*, Gray. Des branchies palléales; Océan Pacifique. — Le genre *Addisonia*, Dall, est probablement voisin.

Famille Patellidæ.

Pas de cténidies; des branchies palléales disposées en rangée circulaire entre le manteau et le pied.

Patella, Linné. Branchies palléales formant un cercle complet

(fig. 57) : *P. vulgata*, Linné; Océan Atlantique. — ***Helcion***, Gray. Rangée de branchies palléales interrompue en avant : *H. pellucidum*, Linné; Océan Atlantique.

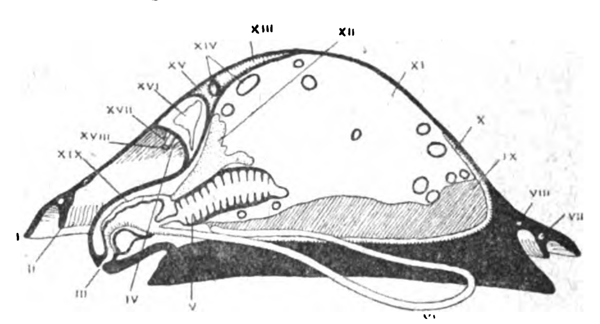


Fig. 57. — *Patella* coupé suivant le plan sagittal médian; d'après LANKESTER. I, bord du manteau; II, branchies palléales; III, orifice buccal; IV, orifice du rein gauche; V, œsophage; VI, radule; VII, conduit branchial efférent; VIII, conduit branchial afférent; IX, glande génitale; X, rein droit (partie inférieure); XI, foie, traversé par les circonvolutions intestinales; XII, glande salivaire; XIII, rein droit (partie dorsale); XIV, intestin; XV, rein gauche; XVI, cœur dans le péricarde; XVII, orifice du rein droit; XVIII, anus; XIX, conduit salivaire.

Famille LEPETIDÆ.

Pas de cténidies, ni de branchies palléales, ni d'yeux.

Lepeta, Gray : *L. cœca*, Müller; Océan Atlantique septentrional.

2[d] sous-ordre : **Rhipidoglossa**.

Aspidobranches à système nerveux dialyneure (à anastomose palléo-viscérale); yeux à cristallin; un seul osphradium topographiquement gauche (sauf chez les formes à deux branchies); une ou deux glandes hypobranchiales. Mandibules latérales paires; radule à dents marginales très nombreuses, disposées en éventail. Un jabot, des glandes œsophagiennes et un cæcum stomacal (souvent spiral): cœur à deux oreillettes, traversé par le rectum (sauf dans les *Helicinidæ*, où ce dernier passe

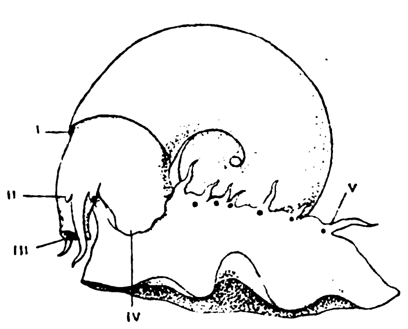


Fig. 58. — *Margarita grœnlandica*, sans sa coquille, vu du côté gauche, × 4. I, ouverture de la cavité palléale; II, palmette; III, ouverture buccale; IV, lobe antérieur de l'épipodium; V, tentacule épipodial.

seulement dans le péricarde et où il n'y a qu'une oreillette). Souvent, une saillie épipodiale de chaque côté du pied (fig. 58, V) et des palmettes (II) céphaliques entre les tentacules.

Famille PLEUROTOMARIIDÆ.

Masse viscérale et coquille enroulée; manteau fendu en avant, sur la ligne médiane; deux branchies symétriques.

Pleurotomaria, Defrance. Épipodium sans tentacules: *P. quoyana*, Fischer et Bernardi; golfe du Mexique. — *Scissurella*, d'Orbigny. Épipodium pourvu de tentacules : *S. crispata*, Flemming; Océan Atlantique.

Famille HALIOTIDÆ.

Spire de la masse viscérale et de la coquille très réduite, deux branchies, dont la droite est la plus petite; pas d'opercule.

Haliotis, Linné : *H. tuberculata*, Linné; Méditerranée.

Famille FISSURELLIDÆ.

Masse viscérale et coquille coniques ; partie antérieure du manteau présentant sur la ligne une fente ou un trou ; deux branchies symétriques.

Emarginula, Lamarck. Bord antérieur du manteau et de la coquille fendu : *E. fissura*, Linné; Océan Atlantique. — *Scutum*, Montfort. Manteau fendu en avant et recouvrant partiellement la coquille, qui n'a pas de fente en avant : *S. australe*, Lamarck; Océan Pacifique. — *Fissurella*, Bruguière. Manteau et coquille présentant un trou au sommet du cône viscéral : *F. græca*, Linné; Méditerranée. — *Puncturella*, Lowe. — *Pupillia*, Gray. — Les genres *Propilidium*, Forbes et Hanley, et *Cocculina*, Dall, sont voisins.

Famille TROCHIDÆ.

Masse viscérale et coquille enroulées en spirale ; une seule branchie; yeux ouverts (fig. 31); opercule corné; palmettes entre les tentacules.

Trochus, Linné. Trois ou quatre tentacules épipodiaux sans tache pigmentée à la base : *T. magus*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Margarita*, Leach. Cinq à sept tentacules épipodiaux,

avec une tache pigmentée à leur base (fig. 58) : *M. grœnlandica*, Chemnitz ; Océan Atlantique septentrional.

Famille Stomatiidæ.

Spire de la masse viscérale et de la coquille très réduite ; une seule branchie.

Stomatella, Lamarck : *S. imbricata*, Lamarck ; Océan Pacifique. — *Gena*, Gray.

Famille Delphinulidæ.

Masse viscérale et coquille enroulées en spirale ; pas de palmettes céphaliques ; opercule corné.

Delphinula, Lamarck. Cinq tentacules épipodiaux : *D. laciniata*, Lamarck ; Océan Pacifique. — *Cyclostrema*, Marryat. Trois ou quatre tentacules épipodiaux : *C. serpuloides*, Montagu ; Océan Atlantique.

Famille Turbinidæ.

Masse viscérale et coquille enroulées en spirale ; des tentacules épipodiaux ; yeux fermés ; opercule calcaire.

Turbo, Linné. Spire courte : *T. rugosus*, Lamarck ; Méditerranée. — *Phasianella*, Lamarck. Spire allongée : *P. pulla*, Linné ; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Mölleria*, Jeffreys.

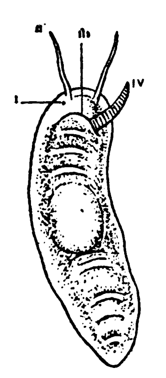


Fig. 59. — *Titiscania limacina*, vu dorsalement, × 4 ; d'après Bergh. I, œil ; II, tentacule ; III, ouverture de la cavité palléale ; IV, branchie.

Famille Neritidæ.

Epipodium peu développé, sans tentacules ; un pénis céphalique ; une branchie ; opercule calcaire.

Neritina, Lamarck : *N. fluviatilis*, Müller ; rivières d'Europe.

Famille Titiscaniidæ.

Ni coquille, ni opercule ; une branchie. *Titiscania*, Bergh (fig. 59) : *T. limacina*, Bergh ; Océan Pacifique.

Famille Helicinidæ.

Epipodium sans tentacules; pas de branchies; cavité palléale transformée en poumon; cœur à une seule oreillette, non traversé par le rectum. Animaux terrestres.

Hydrocena, Parreys : *H. catarroensis;* Dalmatie. — *Helicina*, Lamarck.

2[d] ordre : **Pectinibranchia.**

Synonymie : *Ctenobranchia; Monotocardia* (s. str.).

Streptoneures à système nerveux assez concentré, sans commissures labiale (sauf *Paludina* et *Ampullaria*) ; collier nerveux en arrière du bulbe buccal (sauf *Ampullaria*). Un seul osphradium souvent pectiné, fort différencié et indépendant. OEil toujours fermé, à cornée intérieure (pellucida) étendue.

Otocystes à otolithe (sauf *Paludina*, *Valvata*, *Ampullaria*, *Cyclophorus*, *Acicula*, certains *Cerithiidæ*, etc.). Radula à dent centrale unique ou absente.

Plus de trace de symétrie bilatérale dans les organes circulatoires, respiratoires et rénaux, la moitié topographiquement droite ayant disparu (fig. 55). Cœur à une seule oreillette (morphologiquement droite), non traversé par le rectum; une branchie monopectinée attachée au manteau sur toute sa longueur; un seul rein s'ouvrant directement par une fente (exceptionnellement par un uretère : *Paludina*, *Cyclophorus*, *Valvata*) et ne recevant jamais les produits génitaux; glande génitale à orifice propre; généralement un pénis.

Cet ordre comprend deux sous-ordres: Platypoda et Heteropoda; le second étant très spécialisé, on trouvera plus loin quelques mots sur son organisation particulière.

1[er] sous-ordre : **Platypoda.**

Pectinibranches normaux, rampeurs, peu modifiés. Chez eux, le pied est aplati ventralement, au moins en avant (*Strombidæ*); les otocystes sont dans le voisinage des ganglions pédieux. Rarement (*Paludina*, *Cyclostoma*, *Naticidæ*, *Calyptræidæ*, etc.) des organes accessoires sur les conduits génitaux. Généralement des mâchoires.

Famille PALUDINIDÆ.

Branchie monopectinée; centres pédieux en forme de cordons glanglionnaires; rein à uretère.

Paludina, Lamarck : *P. vivipara*, Müller; rivières d'Europe.

Famille CYCLOPHORIDÆ.

Cavité palléale sans branchie et transformée en poumon; centres pédieux en forme de cordons ganglionnaires. Otocystes à otoconies.

Pomatias, Hartmann : *P. obscurum*, Draparnaud; Europe méridionale. — *Cyclophorus*, Montfort. — *Cyclosurus*, Morelet.

Famille AMPULLARIIDÆ.

Une branchie monopectinée, et un sac pulmonaire à gauche de celle-ci; collier œsophagien én avant du bulbe buccal.

Ampullaria, Lamarck. Sac viscéral à enroulement dextre: *A. globosa*, Swainson; eaux douces d'Afrique. — *Lanistes*, Montfort. Sac viscéral à enroulement sénestre : *L. bolteniana*, Chemnitz; Afrique.

Famille LITTORINIDÆ.

Une branchie monopectinée; des poches œsophagiennes; centres pédieux concentrés; pénis voisin du tentacule droit.

Littorina, Férussac : *L. littorea*, Linné; Océan Atlantique. — *Lacuna*, Turton. — *Cremnoconchus*, Blanford. — Le genre *Fossarus*, Philippi, est voisin.

Famille CYCLOSTOMATIDÆ.

Cavité palléale pulmonaire; centres pédieux concentrés; otocystes à otolithe; pas de mandibules; profond sillon pédieux longitudinal médian.

Cyclostoma, Draparnaud : *C. elegans*, Muller; Europe tempérée. — La famille *Aciculidæ* (à otoconies) est voisine.

Famille RISSOIDÆ.

Une branchie monopectinée; des filaments épipodiaux; un ou deux tentacules palléaux; mufle allongé.

Rissoa, Freminville : *R. parva*, da Costa; Océan Atlantique. — *Litiopa*, Rang.

Famille Hydrobiidæ.

Une branchie monopectinée; sexes séparés, pénis éloigné du tentacule droit et généralement appendiculé.

Hydrobia, Hartmann : *H. ulvæ*, Pennant; eaux saumâtres de l'Europe occidentale. — *Bithynia*, Gray. — *Lithoglyphus*, Mühlfeldt. — *Pomatiopsis*, Tryon. — *Bithynella*, Moquin. — *Assiminea*, Leach.

Les familles *Skeneidæ* et *Jeffreysiidæ* sont voisines, ainsi que peut être celles des *Homalogyridæ* (*Homalogyra*, Jeffreys) et des *Choristidæ* (*Choristes*, Carpentier).

Famille Truncatellidæ.

Une branche monopectinée; mufle long, bilobé; pied très court.

Truncatella, Risso : *T. truncatula*, Draparnaud; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Valvatidæ.

Une branchie bipectinée, libre sur toute sa longueur; organes génitaux hermaphrodites (fig. 44).

Valvata, Müller : *V. piscinalis*, Müller; eaux douces d'Europe.

Famille Hipponycidæ.

Masse viscérale et coquille coniques; pied peu musculaire, pouvant secréter une plaque calcaire ventrale.

Hipponyx, Defrance : *H. antiquatus*, Linné; golfe du Mexique.

Famille Capulidæ.

Sac viscéral et coquille coniques, légèrement recourbés en arrière; une languette entre le mufle et le pied; muscle columellaire en fer à cheval.

Capulus, Montfort : *C. ungaricus*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Calyptræidæ.

Masse viscérale spiralée; des lobes cervicaux latéraux; des glandes génitales annexes.

Calyptræa, Lamarck : *C. sinensis*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Crepidula*, Lamarck. — *Thyca*, Adams.

Famille Cypræidæ.

Ouverture palléale linéaire, à court siphon ; une trompe courte ; pied large ; osphradium trifurqué ; manteau rabattu sur la coquille et pourvu d'appendices.

Cypræa, Linné : *C. europæa*, Montagu ; Océan Atlantique. — *Pustularia*, Swainson.

Famille Naticidæ.

Pied très développé, à appareil aquifère et à propodium rabattu sur la tête (fig. 26) ; un opercule.

Natica, Adanson : *N. catena*, da Costa ; Océan Atlantique.

Famille Lamellariidæ.

Manteau recouvrant plus ou moins complètement la coquille ; pas d'opercule ; mâchoires soudées dorsalement.

Lamellaria, Montagu : *L. perspicua*, Linné ; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Onchidiopsis*, Beck. — *Marsenina*, Gray.

Famille Janthinidæ.

Tentacules bifides ; pas d'yeux ; pied court à épipodium et sécrétant un flotteur (fig. 60).

Janthina, Lamarck : *J. fragilis*, Linné ; Océan Atlantique et Méditerranée.

Fig. 60. — *Janthina* nageant, vu du côté droit. I, mufle ; II, coquille ; III, flotteur ; IV, tentacule.

Famille Melaniidæ.

Mufle et pied courts ; spire plus ou moins allongée ; bord du manteau frangé. Fluviatile.

Melania, Lamarck : *M. Holandri*, Férussac ; eaux douces de l'Europe du S. E.

Famille Cerithiidæ.

Spire allongée ; mufle long ; pied assez long ; siphon court.

Cerithium, Adanson : *C. vulgatum*, Linné ; océan Atlantique et Méditerranée. — *Cerithidea*, Swainson. — *Triforis*, Deshayes. — *Læocochlis*, Dunker et Metzger.

Les familles *Planaxidæ* et *Modulidæ* (*Modulus*, Gray) sont voisines.

Famille Scalariidæ.

Spire allongée; tête courte; une trompe courte; pied petit, tronqué antérieurement; un rudiment de siphon.

Scalaria, Lamarck : *S. communis*, Lamarck; Océan Atlantique.

Famille Solariidæ.

Spire aplatie; tête très courte; tentacules fendus sur toute leur longueur; pied court

Solarium, Lamarck : *S. conulus*, Weinkauff; Méditerranée.

Famille Pyramidellidæ

Spire allongée; une trompe; tentacules fendus extérieurement à leur extrémité; pied tronqué en avant; une saillie (mentum) entre le pied et la tête; pas de radula.

Odostomia, Fleming : *O. plicata*, Montagu; Océan Atlantique.

Famille Eulimidæ.

Trompe très allongée (fig. 61); tentacules sans sillon; pas de radule. Fréquemment parasites.

Eulima, Risso. Tête sans expansion s'étendant sur la coquille : *E. polita*, Linné; Méditerranée.

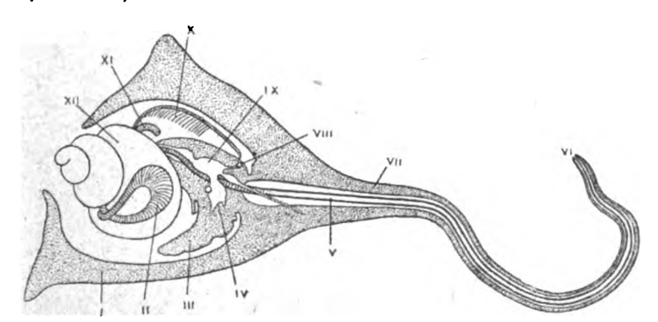


Fig. 61. — Coupe sagittale schématique de *Stylifer*, vu du côté droit, grossi; d'après Sarasin. I, pseudo-pallium; II, estomac; III, pied; IV, ganglion pédieux et otocyste; V, œsophage; VI, orifice de la trompe; VII, trompe enfoncée dans une astérie; VIII, œil; IX, ganglion cérébral; X, branchie; XI, anus; XII, foie.

Stylifer, Broderip. Un pseudopallium céphalique s'étendant sur toute la coquille (fig. 61) : *S. astericola*, Broderip; Océan indien.

Près des *Eulima* et *Stylifer*, parasites de Echinodermes, il faut vraisemblablement ranger les deux genres *Entocolax* et *Entoconcha*, parasites des mêmes animaux; dans ces genres, il n'y a plus qu'un rudiment de tube digestif, avec une seule ouverture (fig. 62, IV); la masse viscérale (génitale) est entourée par le pseudopallium, qui n'a plus qu'un petit orifice (fig. 62, IX) pour la sortie des produits génitaux.

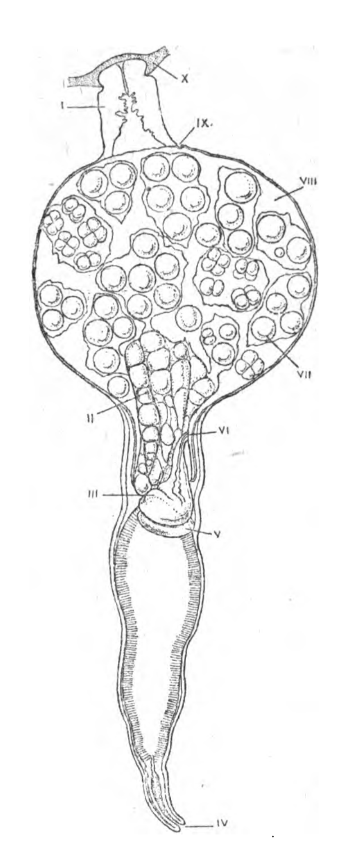


Fig. 62. — *Entocolax Ludwigi* × 25; d'après Voigt. I, appareil de fixation; II, ovaire; III, utérus; IV, orifice buccal; V, oviducte; VI, orifice génital; VII, œufs séparés de l'ovaire, par déhiscence; VIII, cavité formée autour de l'ovaire, par le pseudopallium; IX, orifice de cette cavité; X, téguments de la Holothurie.

Entocolax, Voigt. Fixé par l'extrémité aborale (fig. 62, I); sexes séparés : *E. Ludwigi*, Voigt; dans une Holothurie boréale.

Entoconcha, Müller. Adulte en forme de boyau, fixé par l'extrémité orale; hermaphrodite. Larve testacée, operculée et vélifère : *E. mirabilis*, Müller (fig. 63); Méditerranée, dans *Synapta digitata*.

Famille Vermetidæ.

Fixés; derniers tours de spire de la masse viscérale non en contact; pied petit, discoïde, avec deux tentacules pédieux antérieurs, de part et d'autre de la glande supra-pédieuse.

Vermetus, Adanson : *V. gigas*, Bivona; Méditerranée. — *Siliquaria*, Bruguière.

La famille *Cœcidæ* (*Cœcum*, Fleming) est voisine.

Famille Turritellidæ.

Libres; tête large et saillante; pas de siphon; pied large; bord du manteau frangé.

Turritella, Lamarck; *T. terebra*, Linné; Océan Atlantique. — *Mathilda*, Semper.

Famille Xenophoridæ.

Mufle allongé; pied divisé transversalement en deux parties, dont la postérieure porte l'opercule.

Xenophora, Fischer : *X. crispus*, König; Méditerranée.

Famille Naricidæ.

Pied circulaire, portant un lobe épipodial de chaque côté; tentacules aplatis.

Narica, Recluz : *N. cancellata*, Chemnitz, Océan Indien.

Famille Struthiolariidæ.

Pied ovalaire assez petit; tête allongée à tentacules assez courts; siphon très peu développé.

Struthiolaria, Lamarck : *S. nodulosa*, Lamarck; mers d'Australie.

Famille Chenopodidæ.

Pied allongé étroit; mufle court; longs tentacules, siphon court.

Chenopus, Philippi : *C. pespelecani*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

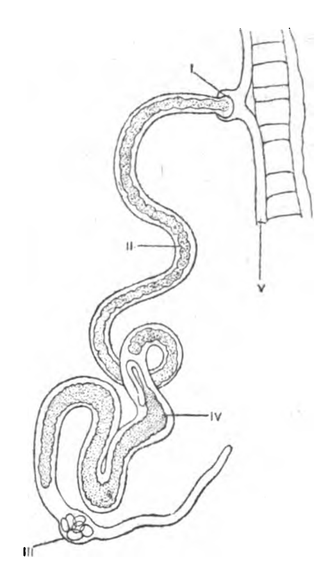


Fig. 63. — *Entoconcha mirabilis*, grossi; d'après Müller. I, extrémité orale; II, reste du tube digestif; III, testicule; IV, ovaire; V, vaisseau périintestinal de *Synapta*, auquel est fixé *Entoconcha*.

Famille Strombidæ.

Pied étroit, arqué, comprimé latéralement, sans sole ventrale (fig. 22); mufle long; tentacules longs et forts, portant l'œil à l'extrémité.

Strombus, Linné. Bord du manteau uni : *S. gigas*, Linné; Atlantique occidental. — *Pteroceras*, Lamarck. Bord du manteau digité; Océan Pacifique. — *Terebellum*, Klein.

Famille Tritonidæ.

Une trompe; siphon bien développé, mais peu allongé; pied court.

Triton, Montfort : *T. variegatus*, Lamarck; Méditerranée.
Le genre *Oocorys*, Fischer, est peut-être voisin.

Famille Cassididæ.

Yeux sessiles; pied large, arrondi en avant; trompe et siphon longs.

Cassidaria, Lamarck : *C. echinophora*, Linné; Méditerranée.

Famille Doliidæ.

Yeux appendiculés; pied large, à angles latéro-antérieurs saillants; siphon long.

Dolium, Lamarck : *D. galea*, Linné; Méditerranée.

Les familles précédentes de Platypoda sont réunies dans un groupe *Tænioglossa*, caractérisé par une radule dont chaque rangée transversale comprend une dent médiane et, de part et d'autre de celle-ci, une latérale et deux marginales. Abstraction faite des dernières familles, la trompe et le siphon font généralement défaut; le collier œsophagien est toujours traversé par les glandes salivaires.

Famille Fasciolariidæ.

Tête petite, étroite, à tentacules courts; pied assez large; siphon modéré.

Fasciolaria, Lamarck : *F. lignaria*, Linné; Méditerranée. — *Fusus*, Lamarck.

La famille *Turbinellidæ* (exemple : *Hemifusus*, Swainson, fig. 37; *Fulgur*, Montfort) en est très voisine.

Famille Mitridæ.

Tentacules portant les yeux latéralement; pied étroit; trompe très longue.

Mitra, Lamarck : *M. ebenus*, Linné; Méditerranée.

Famille Buccinidæ.

Yeux vers la base des tentacules; pieds assez larges; trompe longue.

Buccinum, Linné : *B. undatum*, Linné; Océan Atlantique — *Volutharpa*, Fischer. — *Nassa*, Lamarck (exemple : *N. reticulata*,

Linné; Océan et Méditerranée). — *Chrysodomus*, Swainson. — *Bullia*, Gray. — *Columbella*, Lamarck (exemple : *C. rustica*, Linné ; Méditerranée). — *Phos*, Montfort. — *Canidia*, Adams.

La famille *Haliidæ* (*Halia*, Risso) est voisine.

Famille Muricidæ.

Yeux sur le côté des tentacules ; pied tronqué ; une glande anale.

Murex, Linné : *M. trunculus*, Linné ; Méditerranée. — *Purpura*, Bruguière. — *Trophon*, Montfort. — *Urosalpinx*, Stimpson.

La famille *Coralliophilidæ* (exemple : *Magilus*, Montfort) est très voisine.

Famille Cancellariidæ.

Pied petit ; mufle court à longs tentacules ; siphon très court ; pas d'opercule.

Cancellaria, Lamarck : *C. cancellata*, Linné ; Méditerranée.

Famille Volutidæ.

Tête très aplatie et élargie latéralement ; trompe petite ; pied large ; siphon avec un appendice intérieur.

Voluta, Linné : *V. undulata*, Lamarck ; mers d'Australie. — *Guivillea*, Watson. — *Cymba*, Broderip et Sowerby.

Famille Olividæ.

Partie antérieure du pied séparée par un sillon transversal ; yeux situés à mi-hauteur des tentacules ; un tentacule palléal postérieur.

Oliva, Bruguière : *O. porphyria*, Linné ; Pacifique. — *Olivella*, Swainson. — *Ancillaria*, Lamarck.

Les familles *Harpidæ* (*Harpa*, Lamarck) et *Marginellidæ* (*Marginella*, Lamarck) sont voisines.

Famille Pleurotomatidæ.

Yeux sur les côtés des tentacules ; siphon long ; bord du manteau échancré.

Pleurotoma, Lamarck ; *P. turricula*, Montagu ; Océan Atlantique.

Famille TEREBRIDÆ.

Yeux au sommet des tentacules; pied petit; siphon long.
Terebra, Adanson : *T. maculata*, Linné; Moluques.

Famille CONIDÆ.

Yeux sur le côté des tentacules (fig. 28, V); ouverture du manteau linéaire; siphon assez court.
Conus, Linné : *C. mediterraneus*, Bruguière; Méditerranée.

Les familles précédentes, caractérisées par l'étroitesse de leur radule, sont réunies dans un groupe appelé *Sténoglosses* (les trois dernières, généralement sans dent médiane et avec une dent latérale seulement de chaque côté, étant aussi désignés sous le nom de *Toxiglosses;* les autres, à dent médiane (rachidienne) et une dent de chaque côté (fig. 35), étant nommés *Rhachiglosses*).

L'ensemble des Sténoglosses est caractérisé par le système nerveux très concentré ; le collier œsophagien en arrière des glandes salivaires et non traversé par elles; les ganglions buccaux assez loin en arrière de la masse buccale; une trompe bien développée; une glande œsophagienne impaire (glande de Leiblein ; glande à venin) ; un siphon palléal et un pénis.

2e sous-ordre : **Heteropoda.**

Pectinibranches nageurs, à pied aplati latéralement, sans mâchoires, à radule ténioglosse (3 . 1 . 3) et à otocystes dans le voisinage des ganglions cérébraux.

Le pied, en forme de nageoire, porte, au moins chez le mâle, une ventouse sur l'arête ventrale. Le sac viscéral (nucléus) et le manteau ne forment qu'une petite partie de la masse du corps.

Les ganglions cérébraux sont joints et les pleuraux leur sont accolés (visibles dans les *Atlanta* et *Pterotrachea*); deux connectifs pédieux de chaque côté, partiellement libres proximalement dans les *Atlantidæ* (fig. 64). Les ganglions pédieux sont situés à la base de la nageoire (fig. 64, 67). La commissure viscérale est assez longue, croisée et pourvue de plusieurs ganglions, mais sans dialyneurie ni zygoneurie. Dans les *Carinariidæ*, il y a des anastomoses secondaires, viscéro-pédieuses non croisées; dans les *Firolidæ*, les connectifs pédieux sont

fusionnés avec la partie antérieure de la commissure viscérale (fig. 67), et, en arrière des ganglions pédieux, les deux branches de la commissure viscérale sont soudées ensemble sur la plus grande partie de leur étendue.

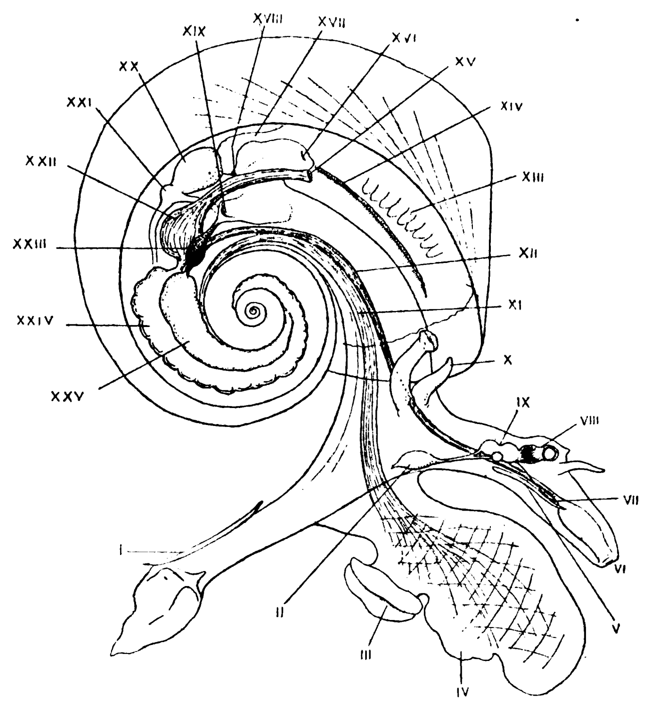


Fig. 64. — *Atlanta* mâle, dans sa coquille, vu du côté droit, grossi; d'après Mac Donald. I, opercule sur la partie postérieure du pied; II, ganglion pédieux; III, ventouse; IV, nageoire pédieuse; V, glande salivaire; VI, bouche; VII, ganglion stomato-gastrique; VIII, œil; IX, ganglions cérébral et pleural, avec l'otocyste; X, pénis avec son appendice; XI, muscle columellaire; XII, œsophage; XIII, branchie; XIV, osphradium; XV, anus; XVI, orifice extérieur du rein; XVII, oreillette; XVIII, orifice réno-péricardique; XIX, ouverture génitale; XX, ventricule; XXI, bulbe artériel; XXII, estomac; XXIII, vésicule séminale; XXIV, foie; XXV, testicule.

L'osphradium constitue un organe cilié plus ou moins allongé, situé dans la cavité palléale, à gauche de la branchie (fig. 64, XIV). Les otocystes sont situés auprès des ganglions cérébraux (fig. 64, IX). Les yeux sont très grands et d'une structure très différenciée (fig. 65, 66) (voir plus haut, p. 59); ils sont placés à la base des tentacules (fig. 67, VIII). Ces derniers manquent toutefois dans *Pterotrachea*.

Le tube digestif présente un pharynx protractile avec une radule

à dents latérales très puissantes, et un œsophage fort long, renflé peu à peu vers son milieu. L'estomac et le foie sont situés en arrière (fig. 64, 67); l'intestin est fort court et n'est pas recourbé en avant dans *Pterotrachea* (fig. 67).

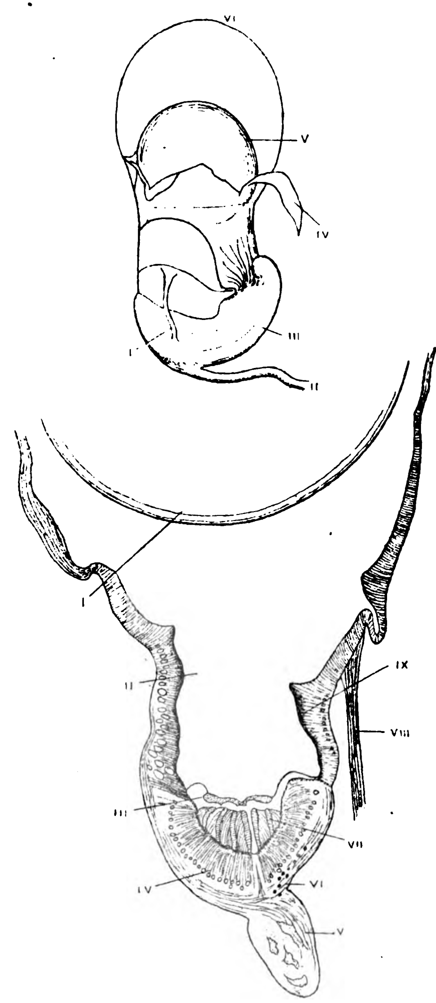


Fig. 65 et 66. — Au dessus, œil gauche de *Pterotrachea*, vu dorsalement; grossi; d'après Grenacher. I, muscle rétracteur; II, nerf optique; III, carène; IV, pellucida (ou cornée intérieure), déchirée pour laisser voir le cristallin; V, cristallin; VI, contour de la pellucida. — Au dessous, coupe sagitale du même, partie profonde, × 52; d'après Grenacher, I, cristallin; II, corps vitré; III, membrane limitante, IV, rétine; V, carène; VI, nerf optique; VII, bâtonnets sur leurs supports; VIII, muscle rétracteur; IX, épithélium pigmenté.

Le cœur se trouve au voisinage de l'estomac; il est manifestement opisthobranche dans *Pterotrachea* (fig. 67), tandis qu'il est disposé comme chez les Platypodes, dans les formes moins spécialisées. Il y a un bulbe aortique chez les Atlantidæ (fig. 64); les vaisseaux artériels se terminent brusquement dans des sinus. La branchie est monopectinée, non recouverte par un manteau dans *Pterotrachea* (fig. 67) et nulle chez *Firoloida*.

Le rein est un sac transparent et parfois contractile, ayant les mêmes rapports que chez les autres Gastropodes et s'ouvrant non loin de l'anus (fig. 64, XVI).

La glande génitale est placée près du foie (fig. 64, 67); le conduit génital, assez court, débouche auprès de l'anus; chez le mâle, il présente un renflement (vésicule séminale, (fig. 64, XXIII) et se trouve relié au pénis par une gouttière séminale (fig. 67); le pénis est pourvu d'un appen-

dice glandulaire ou flagellum (fig. 64, 67). Chez les femelles, le conduit génital possède une poche copulatrice et une glande albuminipare.

Famille Atlantidæ.

Sac viscéral et coquille enroulés en spirale; pied divisé transversalement : en partie postérieure portant un opercule à spire sénestre, et antérieure, nageoire pourvue d'une ventouse.

Atlanta, Lesueur (fig. 64) : *A. Peroni*, Lesueur ; Méditerranée.

Famille Carinariidæ.

Sac viscéral et coquille coniques, petits par rapport au reste du corps ; pied allongé, sans opercule ; nageoire avec une ventouse.

Carinaria, Lamarck : *C. mediterranea*, Péron et Lesueur ; Méditerranée.

Famille Pterotracheidæ.

Sac viscéral très réduit, sans manteau ni coquille ; une ventouse à la nageoire pédieuse, chez le mâle seulement.

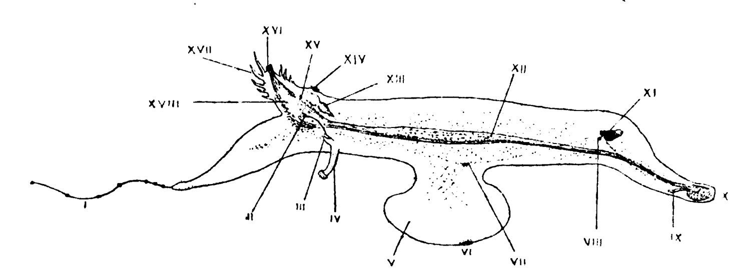


Fig. 67. — *Pterotrachea* mâle, vu du côté droit. I, appendice caudal; II, orifice génital suivi de la gouttière séminale; III, pénis; IV, « flagellum »; V, nageoire pédieuse; VI, ventouse; VII, ganglion pédieux; VIII, otocyste; IX, glande salivaire; X, bouche; XI, ganglion cérébro-pleural et œil; XII, œsophage; XIII, ventricule; XIV, osphradium; XV, orifice extérieur du rein; XVI, anus; XVII, branchie.

Pterotrachea, Forskal (fig. 67). Pas de tentacules; une branchie; un appendice filiforme à la partie postérieure du pied; *P. coronata*, Forskal ; Méditerranée. — *Firoloida*, Lesueur. Des tentacules ; pas de branchie ni d'appendice postérieur du pied : *F. Desmaresti*, Lesueur ; Méditerranée.

2de sous-classe : EUTHYNEURA, Spengel.

Synonymie : *Platymalakia*, von Jhering.

Gastropodes hermaphrodites, à radula généralement composée de dents uniformes de chaque côté de la médiane, et habituellement pourvus de deux paires de tentacules ; ils sont surtout caractérisés par leur commissure viscérale non tordue, qui a une tendance à concentrer tous ses éléments autour de l'œsophage (fig. 68), de sorte que (exception faite de la plupart des Bulléens et de *Aplysia*) tout le système nerveux central est réuni dans la région céphalique.

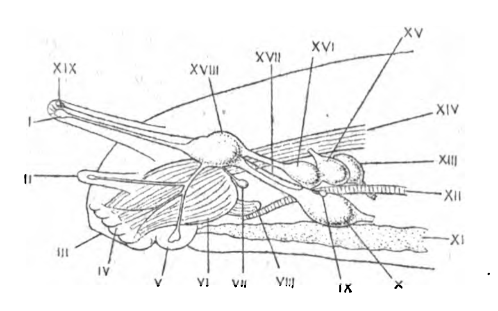


Fig. 68. — Région céphalique de *Limax*, semi-schématique, vue du côté gauche. I, ganglion olfactif; II, tentacule antérieur; III, bouche; IV, lobes extérieurs dans lesquels débouchent les glandes de l'organe de Semper ; V, palpes labiaux ; VI, bulbe buccal; VII, ganglion stomato-gastrique; VIII, radule; IX, otocyste; X, ganglion pédieux; XI, glande pédieuse; XII, branche antérieure de l'aorte; XIII, ganglion abdominal; XIV, œsophage; XV, ganglion « palléal »; XVI, ganglion pleural; XVII, nerf otocystique; XVIII, ganglion cérébral; XIX, œil.

Cette sous-classe comprend deux ordres : Opisthobranches et Pulmonés.

1er ordre : Opisthobranchia, Milne Edwards.

Euthyneures marins, à respiration aquatique, à cœur ayant généralement le ventricule en avant, à cavité palléale largement ouverte, lorsqu'elle existe. Deux sous-ordres : Tectibranches et Nudibranches.

1er sous-ordre : Tectibranchia.

Synonymie : *Steganobranchia*.

Opisthobranches pourvus d'un manteau et d'une coquille (sauf *Runcina*, *Pleurobranchœa* et les « Gymnosomes »), d'une branchie cténidiale (à l'exception de quelques « Gymnosomes ») et d'un osphradium. — Ce sous-ordre renferme trois groupes : Bulléens, Aplysiens et Pleurobranchiens.

A. **Bulléens**.

Chez ces Tectibranches, la coquille est bien développée, externe ou interne (nulle seulement chez *Runcina*); la tête est ordinairement sans tentacules apparents (sauf *Aplustrum* et les « Thécosomes »), et sa face dorsale constitue un disque ou bouclier fouisseur, à bords plus ou moins découpés (fig. 69, I); les bords du pied sont continus avec sa face ventrale; l'estomac possède généralement des plaques masticatrices; la commissure viscérale est longue (sauf chez les « Thécosomes »). Fouisseurs ou nageurs.

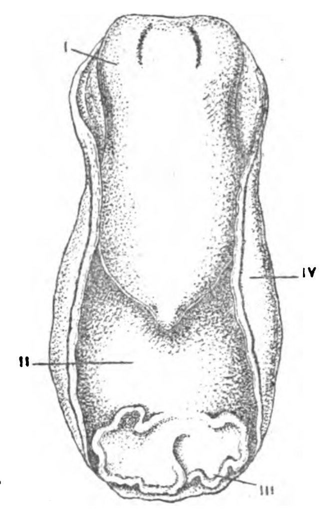


Fig. 69. — *Doridium carnosum*, vu dorsalement, d'après Vayssière. I, bouclier céphalique; II, manteau; III, appendice palléal dorso-postérieur; IV, parapodies.

Famille Actæonidæ.

Disque céphalique bifide en arrière; ganglions cérébral et pleural fusionnés; bords du pied peu développés; coquille externe à spire saillante, operculée.

Actæon, Montfort : *A. tornatilis*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Ringiculidæ.

Disque céphalique élargi en avant et formant en arrière un tube ouvert; coquille externe à spire saillante, sans opercule.

Ringicula, Deshayes : *R. auriculata*, Ménard; Océan Atlantique.

Famille Tornatinidæ.

Bords du pied non saillants; pas de radula; coquille externe sans spire saillante.

Tornatina, Adams : *T. obtusata*, Montagu; Océan Atlantique.

Famille Scaphandridæ.

Bouclier céphalique court, tronqué en arrière; yeux très profondément enfoncés; trois plaques stomacales calcaires très développées

(deux larges, paires; une étroite); coquille externe, sans spire saillante.

Scaphander, Montfort : *S. lignarius*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Bullidæ.

Bouclier céphalique bifurqué en arrière; yeux superficiels; plaques stomacales cornées; coquille externe, sans pire saillante.

Bulla, Linné; trois plaques stomacales : *B. striata*, Bruguière; Méditerranée. — *Acera*, Müller, douze à quatorze plaques stomacales; un appendice palléal postérieur : *A. bullata*, Müller; Océan Atlantique et Méditerranée.

La famille *Aplustridæ* (*Aplustrum*, Schumacher) est voisine.

Famille Philinidæ.

Bouclier céphalique simple; coquille complètement interne.

Philine, Ascanius. Trois plaques stomacales calcaires : *P. aperta*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Doridium*, Meckel. Ni radule, ni plaques stomacales; deux appendices palléaux postérieurs : *D. carnosum*, Cuvier; Méditerranée (fig. 69). — *Gastropteron*, Meckel. Manteau et coquille très réduits; parapodies très étendues, en forme de nageoires : *G. Meckeli*, Kosse; Méditerranée.

Famille Runcinidæ.

Bouclier céphalique et manteau continus; coquille nulle; quatre plaques stomacales.

Runcina, Forbes (*Pelta*, Quatrefages) : *R. Hancocki*, Forbes; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Limacinidæ.

Masse viscérale et coquille à enroulement « sénestre » (ultradextre); un opercule à spire sénestre; cavité palléale dorsale.

Peraclis, Forbes. Tête en forme de trompe, à tentacules symétriques : *P. reticulata*, d'Orbigny; Méditerranée. — *Limacina*, Cuvier. Tête très réduite, à tentacule droit le plus grand : *L. helicina*, Phipps; Atlantique septentrional.

Famille Cymbuliidæ.

Adulte sans coquille; pseudoconque sous-épithéliale, formée par le tissu conjonctif; ouverture palléale ventrale.

Cymbulia, Péron et Lesueur : *C. Peroni*, Blainville (fig. 70); Méditerranée. — *Cymbuliopsis*, Pelseneer. — *Gleba*, Forskal. — *Desmopterus*, Chun.

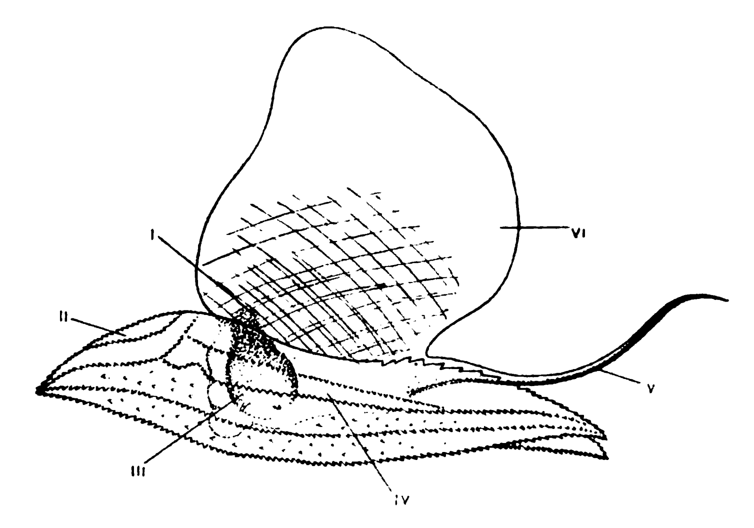


Fig. 70. — *Cymbulia Peroni* nageant, vu du côté droit; d'après Delle Chiaje. I, ouverture buccale, vue au travers de la nageoire; II, pseudoconque sous-épithéliale; III, masse viscérale; IV, cavité palléale, vue par transparence; V, flagellum pédieux; VI, nageoire droite.

Famille Cavoliniidæ.

Masse viscérale et coquille non enroulée, symétrique; ouverture palléale ventrale.

Cavolinia, Abildgaard : *C. tridentata*, Forskal. — *Clio*, Browne (fig. 71). — *Cuvierina*, Boas.

Les trois familles précédentes sont réunies sous le nom de « Ptéropodes » Thécosomes, caractérisés par leur pied entièrement transformé en deux nageoires antérieures symétriques, par l'existence d'un manteau, l'absence générale, chez l'adulte, d'une cténidie (sauf certains *Cavolinia*) et d'yeux, et les centres nerveux aux côtés et au ventre de l'œsophage.

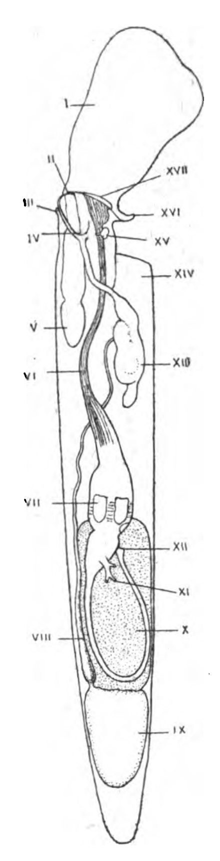


Fig. 71. — *Clio striata*, vu du côté droit, la tête en haut, grossi. I, nageoire; II, orifice du pénis; III, tentacule; IV, ouverture génitale jointe au pénis par la gouttière séminale; V, pénis; VI, œsophage; VII, plaques stomacales; VIII, spermiducte. IX, glande génitale; X, foie, dans lequel l'intestin est supposé vu par transparence; XI, conduit hépatique; XII, anus à gauche; XIII, glande génitale accessoire; XIV, manteau; XV, système nerveux central; XVI, lobe ventral du pied; XVII, bouche

Auprès des Bulléens, il faut classer la

Famille LOPHOCERCIDÆ.

Animaux à coquille externe, à pied long, à parapodies séparées de la face ventrale du pied et à commissure viscérale courte.

Lobiger, Krohn. Parapodies divisées de chaque côté en deux nageoires; deux paires de tentacules : *L. Philippii*, Krohn; Méditerranée. — *Lophocercus*, Krohn. Parapodies indivises, rabattues sur la coquille; une paire de tentacules : *L. Sieboldi*, Krohn; Méditerranée.

B. **Aplysiens.**

Chez ces Tectibranches, la coquille est toujours très réduite, nulle ou absente; la tête est pourvue de deux paires de tentacules; les bords du pied (parapodies) sont séparés de sa face ventrale (fig. 72) et généralement transformés en lobes natatoires; la commissure viscérale (sauf chez *Aplysia*) est très raccourcie. Rampeurs ou nageurs.

Famille APLYSIIDÆ.

Animaux à coquille partiellement recouverte ou interne; à pied long, dont la surface ventrale est bien développée.

Aplysia, Linné. Coquille incomplètement recouverte; parapodies larges, commissure viscérale longue : *A. punctata*, Cuvier; Océan Atlantique. — *Aplysiella*, Fischer. Coquille peu couverte; parapodies peu développées : *A. petalifera*, Rang; Méditerranée. — *Notarchus*, Cuvier. Coquille interne très réduite; parapodies soudées dorsalement autour du sac viscéral (fig. 27) : *N. punctatus*, Philippi; Méditerranée.

Famille Pneumonodermatidæ.

Animaux sans manteau ni coquille; à pied plus court que la masse viscérale et à surface ventrale très réduite; des ventouses sur la trompe (fig. 41, 73).

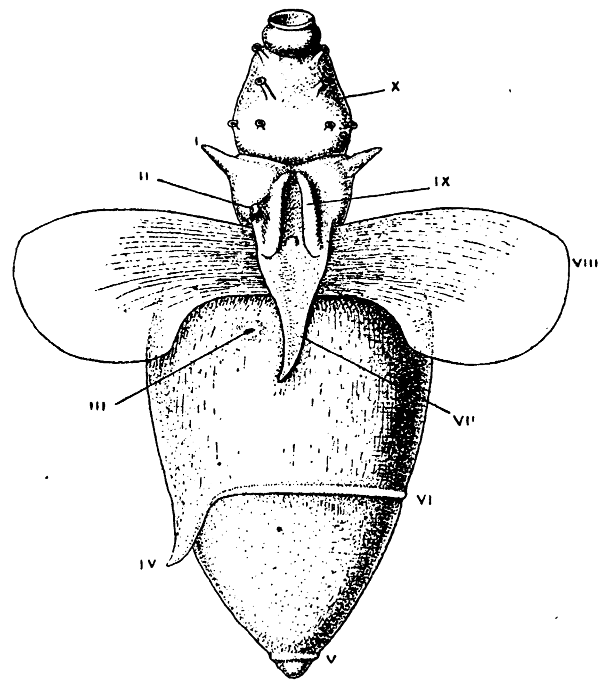


Fig. 72. — *Dexiobranchæa simplex*, vu ventralement, × 15. I, tentacule antérieur; II, orifice du pénis; III, cloaque; IV, cténidie; V, troisième cercle cilié postérieur; VI, deuxième cercle cilié; VII, lobe postérieur du pied; VIII, nageoire; IX, bords du pied; X, trompe avec ses ventouses.

Dexiobranchæa, Boas. Ventouses séparées; pas de branchie terminale : *D. simplex*, Boas (fig. 72); Océan Pacifique. — *Pneumonoderma*, Cuvier. Ventouses réunies sur deux lobes; branchie terminale quadrirayonnée (fig. 41) : *P. mediterraneum*, van Beneden; Méditerranée. — *Spongiobranchæa*, d'Orbigny.

Famille Clionopsidæ.

Pas de ventouses ni d'appendices buccaux; trompe très longue; branchie terminale tétrarayonnée.

Clionopsis, Troschel : *C. Krohni*, Troschel; Méditerranée.

Famille Clionidæ.

Des appendices buccaux coniques (céphalocones) glandulaires; aucune espèce de branchie.

Clione, Pallas : *C. limacina*, Phipps; Atlantique septentrional.

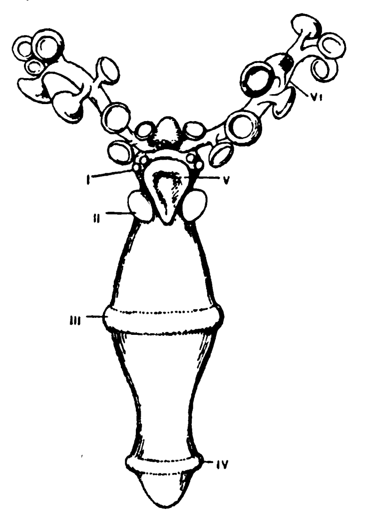


Fig. 73. — Larve âgée de *Pneumonoderma*, vue ventralement, × 40; d'après Boas; I, premier cercle cilié; II, nageoire; III, deuxième cercle cilié; IV, troisième cercle cilié; V, pied; VI, appendice acétabulifère.

Ici se rangent les familles *Notobranchæidæ* (*Notobranchæa*, Pelseneer) et *Halopsychidæ* (*Halopsyche*, Bronn), qui forment avec les trois précédentes (*Pneumonodermatidæ*, *Clionopsidæ* et *Clionidæ*), le groupe appelé « Ptéropodes » Gymnosomes, caractérisé par l'absence de manteau et de coquille, et les parapodies en forme de nageoires, situées en avant.

C. **Pleurobranchiens**.

Dans ces Tectibranches, il y a deux paires de tentacules; un pied sans parapodies; cavité palléale nulle; branchie occupant à droite l'espace entre le manteau et le pied; orifices mâle et femelle voisins, sans gouttière séminale.

Famille Umbrellidæ.

Masse viscérale et coquille externe en forme de cône très aplati; pied très épais.

Umbrella, Lamarck : *U. mediterranea*, Lamarck; Méditerranée. — *Tylodina*, Rafinesque.

Famille Pleurobranchidæ.

Coquille recouverte par le manteau ou nulle; tentacules antérieurs formant un voile frontal; des spicules dans le manteau; pied aplati.

Pleurobranchus, Cuvier. Manteau long et large; coquille interne : *P. plumula*, Montagu; Océan Atlantique. — *Pleurobranchæa*, Meckel. Manteau court et peu saillant; pas de coquille (fig. 74) : *P. Meckeli*, Leue; Méditerranée.

2e sous-ordre : **Nudibranchia.**

Synonymie : *Gymnobranchia*, etc.

Opisthobranches nus (sans coquille) à l'état adulte, sans branchie cténidiale ni osphradium.

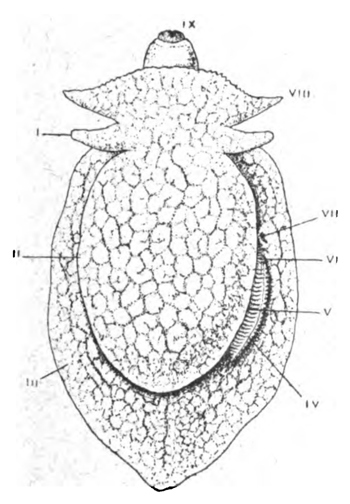


Fig. 74. — *Pleurobranchœa Meckeli*, vu dorsalement. I, tentacule postérieur (rhinophore); II, manteau; III, pied; IV, branchie; V, point où l'anus débouche entre le bord du manteau et la branchie; VI, orifice de la glande prébranchiale; VII, ouverture génitale hermaphrodite; VIII, tentacules antérieurs fusionnés; IX, trompe dévaginée

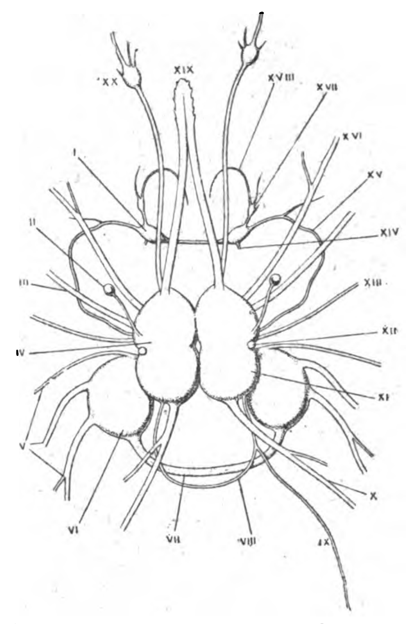


Fig. 75. — Système nerveux de *Janus cristatus*, vu dorsalement, grossi. I, ganglion stomato-gastrique ; II, œil; III, nerf buccal; IV, ganglion cérébral; V, nerfs pédieux; VI, ganglions pédieux; VII, commissure pédieuse; VIII, commissures viscérale; IX, nerf génital; X, nerf palléal (innervant le dos et les papilles); XI, ganglion pleural; XII, otocyste; XIII, nerf buccal; nerf radulaire; XV, commissure stomato-gastrique; XVI, nerf labial; XVII, ganglion gastro-œsophagien; XVIII, origine du réseau intestinal; XIX, nerf olfactif médian; XX, ganglion et nerf du rhinophore.

Le système nerveux est très concentré chez eux, et les ganglions, le plus souvent réunis à la face dorsale de l'œsophage (fig. 75), plus ou moins fusionnés entre eux, mais conservant toujours leurs diverses commissures sous-œsophagiennes (stomato-gastrique, pédieuse, viscérale).

Ce sous-ordre renferme quatre groupes : Tritoniens, Doridiens, Eolidiens et Elysiens.

A. **Tritoniens**.

Nudibranches à foie contenu entièrement ou principalement dans la masse viscérale; anus latéral (à droite); généralement, deux rangées d'appendices dorsaux ramifiés (fig. 76); conduit génital diaule à orifices mâle et femelle contigus.

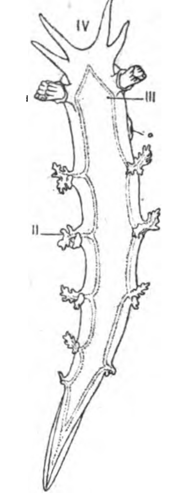


Fig. 76. — *Tritonia lineata*, vu dorsalement, × 7; d'après Hancock. I, tentacule postérieur; II, appendice dorsal (branchie palléale); III, œil; IV, voile frontal; *o*, orifice génital.

Famille Tritoniidæ.

Tentacules antérieurs formant un voile frontal; pied assez large.

Tritonia, Cuvier. Estomac sans lames cornées (fig. 76) : *T. Hombergi*, Cuvier; Océan Atlantique. — *Marionia*, Vayssière. Estomac à lames cornées : *M. blainvillea*, Risso; Méditerranée.

Famille Scyllæidæ.

Tentacules antérieure nuls; appendices dorsaux larges, foliacés; pied très étroit; lames cornées stomacales.

Scyllæa, Linné : *S. pelagica*, Linné; Océan Atlantique.

Famille Phyllirhoidæ.

Tentacules antérieurs et appendices dorsaux nuls; pied nul; corps comprimé latéralement.

Phyllirhoe, Péron et Lesueur : *P. bucephalum*, Péron et Lesueur (fig. 77); Méditerranée.

Famille Tethyidæ.

Tête entourée d'un voile en forme d'entonnoir; pas de radule; pied très large, appendices dorsaux foliacés.

Tethys, Linné : *T. leporina*, Linné; Méditerranée. — *Melibe*, Rang.

Famille Dendronotidæ.

Tentacules antérieurs formant un voile frontal découpé; appendices dorsaux ramifiés; foie divisé dans la masse viscérale et s'étendant dans les appendices.

Dendronotus, Alder et Hancock : *D. arborescens*, Müller; Océan Atlantique.

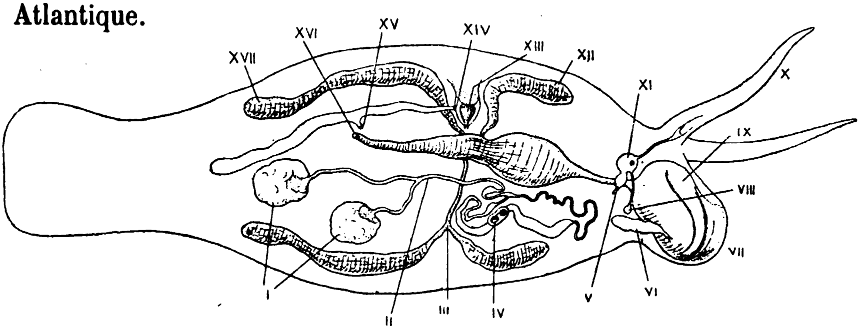


Fig. 77. — *Phyllirhoe bucephalum*, vu du côté droit (les conduits génitaux supposés un peu déroulés), × 3; d'après Souleyet. I, glande génitale; II, spermoviducte; III, conduit hépatique; IV, orifice génital femelle; V, ganglion pédieux; VI, glande salivaire; VII, bouche; VIII, ganglion stomato-gastrique; IX, bulbe buccal; X, tentacule; XI, ganglions cérébral et pleural; XII, lobe du foie; XIII, cœur dans le péricarde; XIV, orifice réno-péricardique; XV, orifice extérieur du rein; XVI, anus; XVII, foie.

B. Doridiens.

Nudibranches à foie non ramifié dans les téguments; anus médian, postérieur, le plus souvent dorsal et entouré d'appendices palléaux ramifiés, « branchie » (fig. 78, IV); conduit génital triaule; des spicules dans le manteau.

Famille Polyceridæ.

Un voile frontal plus ou moins saillant; branchies non rétractiles.

Euplocamus, Philippi. Des appendices dorsaux ramifiés, sur le bord du manteau : *E. croceus*, Philippi; Méditerranée. — *Triopa*, Johnston. Bord du manteau portant des appendices claviformes; branchie formée de trois lobes dirigés en avant : *T. claviger*, Müller; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Polycera*, Cuvier. Bord du manteau portant, de chaque côté, un seul appendice pointu, postérieur : *P. quadrilineata*, Müller; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Ancula*, Loven. Bord du

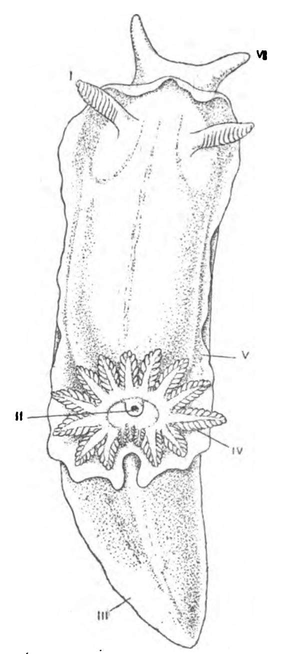


Fig. 78. — *Goniodoris nodosa*, vu dorsalement, × 5; d'après Hancock. I, tentacule postérieur; II, papille anale; III, pied; IV, rosette branchiale; V, manteau; VI. voile frontal formé par les tentacules antérieurs.

manteau indistinct et sans appendice; rhinophore branchu : *A. cristata*, Alder; Océan Atlantique. — *Goniodoris*, Forbes. Bord du manteau saillant, sans appendices; voile frontal non continu avec le manteau : *G. nodosa*, Montagu (fig. 78); océan Atlantique. — *Idalia*, Leuckart. — *Heterodoris*, Verril et Emerton; etc.

Famille Dorididæ.

Manteau recouvrant la tête; tentacules antérieurs distincts, peu développés; branchies rétractiles dans une poche périanale.

Doris, Linné : *D. tuberculata*, Linné; Océan Atlantique. — *Chromodoris*, Alder et Hancock.

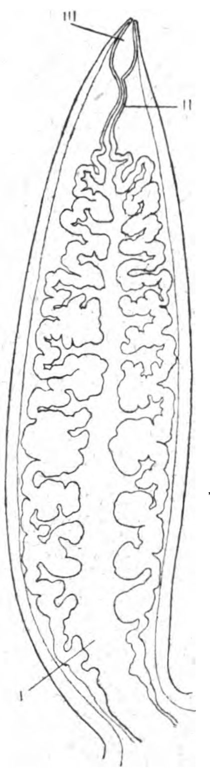


Fig. 79. — Papille dorsale de *Eolis papillosa* en coupe sagittale, grossie; d'après Hancock. I, cæcum hépatique; II, orifice de communication entre ce cæcum et la poche à cnydocystes; III, poche à cnidocystes.

Famille Doridopsidæ.

Pharynx suceur, sans radula; rosette branchiale périanale.

Doridopsis, Alder et Hancock : *D. limbata*, Cuvier; Méditerranée.

Famille Corambidæ.

Anus et branchies situés en arrière, en dessous du bord du manteau.

Corambe, Bergh : *C. testudinaria*, Fischer; Océan Atlantique.

Famille Phyllidiidæ.

Pharynx suceur; branchies situées tout autour du corps, entre le manteau et le pied.

Phyllidia, Cuvier : *P. varicosa*, Lamarck; Océan Indien.

Ces trois dernières familles forment le sous-groupe « Porostomes ».

C. **Eolidiens.**

Nudibranches à foie contenu entièrement dans les téguments et les papilles tégumentaires (celles-ci ne sont pas ramifiées et produisent souvent des cnidocystes); conduit génital diaule, à orifices mâle et femelle contigus; des mandibules.

Famille Eolididæ.

Papilles dorsales terminées par un sac ouvert communiquant avec le cæcum hépatique (fig. 79) et dont les cellules épithéliales produisent des cnidocystes urticants (fig. 80) [1].

Eolis, Cuvier : *E. papillosa*, Linné ; Océan Atlantique.

Famille Glaucidæ.

Corps présentant trois paires de lobes latéraux sur lesquels sont portées les papilles tégumentaires ; pied très étroit.

Glaucus, Forster : *G. atlanticus*, Forster ; Océan Atlantique.

Famille Pleurophyllidiidæ.

Tentacules antérieurs formant un bouclier fouisseur ; papilles tégumentaires (« branchies ») situées sous le bord du manteau.

Pleurophyllidia, Meckel : *P. lineata*, Otto ; Méditerranée. — *Dermatobranchus*, van Hasselt.

Famille Dotonidæ.

Papilles dorsales en forme de massues tuberculeuses, sans cnidocystes, disposées sur un seul rang, de chaque côté.

Doto, Oken : *D. coronata*, Gmelin ; Océan Atlantique et Méditerranée.

Fig. 80. — Un cnidocyste dévaginé de *Eolis punctata*, × 500, d'après Vayssière.

Famille Proctonotidæ.

Anus situé en arrière (fig. 37, III), sur la ligne médiane dorsale ; tentacules antérieurs atrophiés.

Janus, Verany. Une crête médiane entre les deux tentacules (fig. 75, XIX) : *J. cristatus*, Delle Chiaje ; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Proctonotus*, Alder et Hancock. Pas de crête intertentaculaire : *P. mucroniferus*, Alder et Hancock ; Océan Atlantique.

[1] Les cnidocystes, invaginés, se trouvent à plusieurs dans chaque cellule cnidogène ; lorsqu'ils sont expulsés, ils se dévaginent en faisant saillir un filament souvent barbelé sur une assez grande longueur, depuis sa base.

9

Famille Fionidæ

Foie formant deux canaux longitudinaux dans lesquels s'ouvrent les cæcums des papilles dorsales.

Fiona, Hancock et Embleton : *F. marina*, Forskal ; Océan Atlantique et Méditerranée.

D. Elysiens.

Nudibranches à foie ramifié dans les téguments ; généralement triaules, à orifices génitaux éloignés et à mandibules nulles.

Famille Hermæidæ.

Des papilles dorsales ; anus dorsal.

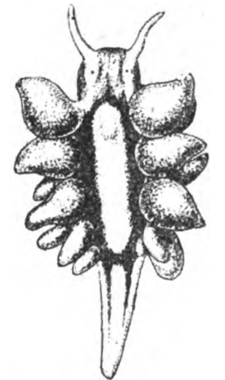


Fig. 81. — *Stiliger vesiculosus*, vu dorsalement ; d'après Deshayes.

Hermæa, Loven. Papilles linéaires : *H. dendritica*, Alder et Hancock ; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Stiliger*, Ehrenberg. Papilles ovoïdes : *S. vesiculosus*, Deshayes (fig. 81) ; Méditerranée. — *Phyllobranchus*, Alder et Hancock. — *Cyerce*, Bergh. — *Alderia*, Allman. Anus postérieur ; pas de tentacules : *A. modesta*, Loven ; Océan Atlantique.

Famille Elysiidæ.

Pas de papilles ; téguments dorsaux formant deux expansions latérales ; anus latéral.

Elysia, Risso : *E. viridis*, Montagu ; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Limapontiidæ.

Pas d'expansions latérales ni de papilles dorsales ; anus médian, postéro-dorsal.

Limapontia, Johnston : *L. capitata*, Müller ; Océan Atlantique. — *Actæonia*, Quatrefages.

2e ordre : **Pulmonata** (s. st.), Cuvier.

Euthyneures à cavité palléale sans cténidie et à ouverture palléale rétrécie par la soudure du bord du manteau à la nuque, ne laissant qu'un étroit orifice contractile à son extrémité de droite.

La cavité palléale est souvent réduite, ainsi que la coquille; parfois, cette dernière est intérieure ou nulle; il n'y a jamais d'opercule chez l'adulte, sauf chez *Amphibola* (il n'y en a, dans le développement, que chez *Auricula*, *Siphonaria*, *Gadinia*). La paroi intérieure du manteau est parcourue par des arborisations vasculaires (fig. 42) constituant un poumon qui respire l'air en nature; ce poumon devient nul, par suite de la disparition presque complète de la chambre palléale, dans *Vaginulus*, *Peronia*, *Onchidium;* dans de rares cas, il peut se remplir d'eau et servir à la respiration aquatique; sa paroi peut former alors une branchie secondaire (*Siphonaria*, fig. 83, III). Le cœur a ordinairement son oreillette en avant. Le rein a le plus souvent une partie vectrice plus ou moins allongée (uretère).

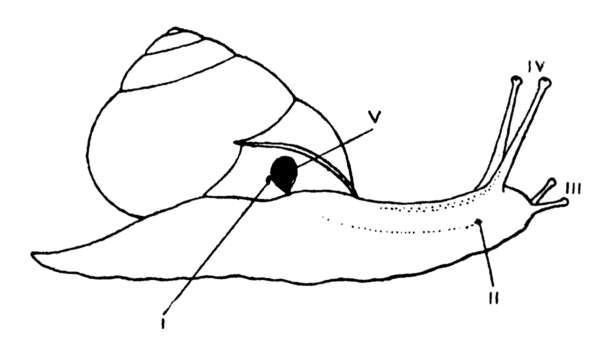


Fig. 82. — *Helix nemoralis*, en marche, vu du côté droit. I, anus; II, orifice génital hermaphrodite; III, tentacules antérieurs; IV, tentacules postérieurs (oculifères); V, orifice pulmonaire à son maximum d'extension.

Ces animaux sont généralement aériens, parfois d'eau douce, exceptionnellement marins. Ils sont répandus sur toute la terre au nombre d'environ 6,000 espèces. Le plus souvent, ils sont engourdis pendant une partie de l'année (l'été, dans les pays chauds; l'hiver, dans les pays froids); l'hibernation, pendant laquelle le cœur ne bat guère plus de deux fois par minute, dure un peu plus d'un tiers de l'année dans nos régions.

Il y a deux sous-ordres de Pulmonés : *Basommatophora* et *Stylommatophora*.

1er sous-ordre : **Basommatophora.**

Pulmonés tous testacés (et à coquille externe), pourvus d'une seule paire de tentacules non invaginables, à la base desquels sont les yeux (fig. 48); l'estomac est (au moins partiellement) fort musculaire; le pénis est assez éloigné de l'orifice femelle (sauf chez *Amphibola* et *Siphonaria*).

Famille Auriculidæ.

Animaux terrestres, le plus souvent maritimes; orifice respiratoire très en arrière; orifices mâle et femelle très éloignés.

Alexia, Lamarck : *A. myosotis*, Draparnaud : bords de l'Océan Atlantique et de la Méditerranée. — *Pedipes*, Adanson. — *Carychium*, Müller. — *Melampus*, Montfort. — *Otina*, Gray, est voisin.

Famille Amphibolidæ.

Masse viscérale et coquille enroulées en spirale; un opercule; animaux aquatiques, marins.

Amphibola, Schumacher : *A. nux avellanæ*, Chemnitz; Nouvelle-Zélande.

Famille Siphonariidæ.

Masse viscérale et coquille coniques; tentacules atrophiés; animaux marins à respiration aquatique.

Siphonaria, Sowerby (fig. 83). Lames branchiales secondaires au plafond de la cavité palléale : *S. algesiræ*, Quoy et Gaimard; sud de l'Europe. — *Gadinia*, Gray. Pas de branchie : *G. Garnoti*, Payraudeau; Méditerranée.

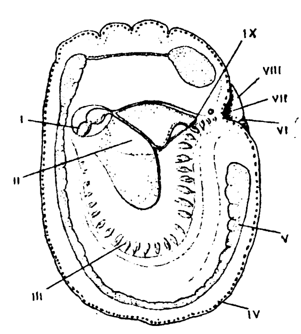


Fig. 83. — *Siphonaria algesiræ*, sans sa coquille, vu dorsalement, les organes de la cavité palléale aperçus par transparence, grossi. I. cœur dans le péricarde; II, rein; III, branchie; IV, bord du manteau; V, muscle « collumellaire »; VI, anus; VII, orifice pulmonaire, à gauche duquel est la papille osphradiale; VIII, bord inférieur de cet orifice (pavillon respiratoire); IX, orifice du rein.

Famille Limnæidæ.

Animaux d'eau douce, à respiration aérienne; orifice pulmonaire sur le côté, pourvu d'un « pavillon respiratoire » très développé; orifices mâle et femelle assez éloignés.

Limnæa, Linné (fig. 48). Masse viscérale enroulée en spirale, dextre, saillante : *L. stagnalis*, Linné; eaux douces d'Europe. — *Amphipeplea*, Nillsson. — *Physa*, Draparnaud. Masse viscérale enroulée en spirale saillante, sénestre : *P. fontinalis*, Linné; eaux douces d'Europe. — *Planorbis*, Guettard. Masse viscérale enroulée en spirale dans un même plan : *P. corneus*, Linné; eaux douces d'Europe. — *Ancylus*, Geoffroy. Masse viscérale conique.

2e sous-ordre : **Stylommatophora**.

Pulmonés pourvus (sauf *Athoracophorus*) de deux paires de tentacules invaginables, les postérieurs portant les yeux à leur sommet; orifices mâle et femelle confondus (sauf dans *Vaginulus*, *Onchidium* et *Peronia*) ; pas d'osphradium.

Famille Succineidæ.

Tentacules antérieurs très réduits; orifices génitaux mâle et femelle distincts, mais contigus.

Succinea, Draparnaud : *S. putris*, Linné; Europe.

La famille *Athoracophoridæ* (*Athoracophorus*, Gould) est voisine.

Famille Helicidæ.

Spire peu allongée; coquille externe; appareil génital généralement pourvu d'un dard et de vésicules multifides (fig. 45); orifice génital sous le tentacule droit (fig. 82, II).

Helix, Linné : *H. aspersa*, Müller; Europe. — *Hemphillia*, Binney et Bland. — *Bulimus*, Scopoli. — Le genre *Cæcilianella*, Férussac, est voisin.

La famille *Philomycidæ* (sans coquille) est voisine.

Famille Arionidæ.

Animal nu; orifice génital sous l'ouverture pulmonaire.

Arion, Férussac. Coquille représentée par des granulations calcaires sous le manteau : *A. empiricorum*, Férussac; Europe.

Famille Pupidæ.

Spire allongée ; coquille externe; conduit mâle sans vésicules multifides.

Pupa, Draparnaud. Spire obtuse; enroulement généralement dextre : *P. muscorum*, Linné; Europe. — *Clausilia*, Draparnaud. Spire aigue; enroulement sénestre; pièce accessoire élastique fermant la coquille : *C. plicatula*, Draparnaud ; Europe. — *Vertigo*, Müller. — *Zospeum*, Bourguignat.

Famille Limacidæ.

Spire courte; coquille souvent recouverte ou interne; conduits

génitaux sans vésicules multifides; orifice génital sous le tentacule droit.

Limax, Linné. Manteau réduit, coquille interne : *L. maximus*, Linné; Europe. — *Vitrina*, Draparnaud. — *Parmacella*, Cuvier.

Famille Testacellidæ.

Pharynx protractile; pas de mandibules; région cervicale (nuque) très allongée.

Glandina, Schumacher. Masse viscérale enroulée avec une grande coquille spirale : *G. algira*, Bruguière; sud de l'Europe. — *Daudebardia*, Hartmann. Masse viscérale et coquille petites; orifice génital entre la tête et l'orifice respiratoire. — *Testacella*, Cuvier. Manteau très petit, tout en arrière; orifice génital près du tentacule droit : *T. haliotoides*, Draparnaud; Europe méridionale.

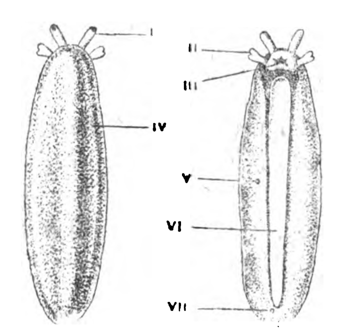


Fig. 84. — *Vaginulus luzonicus*, à gauche, vu dorsalement, à droite, vu ventralement; d'après Souleyet; I, tentacule postérieur; II, tentacule antérieur; III, bouche; IV, manteau; V, orifice génital femelle; VI, pied; VII, anus.

Famille Vaginulidæ.

Animaux nus, sans coquille; orifice femelle à droite, à mi-longueur (fig. 84).

Vaginulus, Férussac. Anus postérieur : *V. luzonicus*, Souleyet (fig. 84) — *Atopos*, Simroth. Anus voisin de l'orifice femelle.

Famille Onchidiidæ.

Animaux marins, nus, sans coquille; orifice femelle et anus voisins, à l'extrémité postérieure.

Onchidium, Buchanan : *O. celticum*, Cuvier; côtes de l'Océan Atlantique.

IV. — Bibliographie.

1. — *Travaux sur plusieurs groupes et sur le développement :*

Souleyet, Voyage de la Bonite, Zoologie, t. II, 1852. (Est encore aujourd'hui la plus importante source d'information sur l'organisation du groupe entier.)— Hilger, Beiträge zur Kenntniss des Gastropodenauges (*Morph. Jahrb.*, Bd. X, 1885). —

WILLEM, Observations sur la vision et les organes visuels de quelques Mollusques Prosobranches et Opisthobranches (*Arch. de biol.*, t. XII, 1892). — LEYDIG, Ueber das Gehörorgan der Gasteropoden (*Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd. VII, 1871). — LACAZE-DUTHIERS, Otocystes ou capsules auditives des mollusques (Gastéropodes) (*Arch. de zool. expér.*, série 1, t. I, 1872). — HOUSSAY, Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes (*Arch. de zool. expér.*, série 2, t. II, 1884). — GROBBEN, Die Pericardialdrüse der Gastropoden (*Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. IX, 1890). — BAUDELOT, Recherches sur l'appareil générateur des mollusques gastéropodes [*Ann. des Sc. nat.* (*Zoologie*), série 4, t. XIX, 1863]. — FOL, Sur le développement des Gastéropodes pulmonés [*Arch. de zool expér.*, série 1, t. VIII, 1880 (où se trouve la liste de tous les travaux antérieurs sur le développement des Gastropodes)]. — SARASIN, Entwickelungsgeschichte der Bithynia tentaculata (*Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg*, Bd. VI, 1882). — PATTEN, The Embryology of Patella (*Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. VI, 1885). — SALENSKY, Études sur le développement du Vermet (*Arch. de biol.*, t. VI, 1887). — ERLANGER, Zur Entwicklung von Paludina vivipara (*Morph. Jahrb.*, Bd. XVII, 1891). — ERLANGER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gasteropoden (*Mitth. Zool. Stat. Neapel*, Bd. X, 1892).

2. — *Streptoneures :*

BOUVIER, Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches [*Ann. d. Sc. nat.* (*Zool.*), série 7, t. III, 1887]. — CARRIÈRE, Die Fussdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefäss-system der Lamellibranchier und Gastropoden (*Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd. XI, 1882). — BERNARD, Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches [*Ann. d. Sc. nat.* (*Zool.*), série 7, t. IX, 1890]. — OSBORN, Of the Gill in some Forms of Prosobranchiate Mollusca (*Stud. from Biol. Lab. John Hopkins Univ.*, vol. III, 1885). — PERRIER, Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches [*Ann. d. Sc. nat.* (*Zool.*), série 7, t. VIII, 1889]. — GIBSON, Anatomy and Physiology of Patella vulgata (*Tr. Roy. Soc. Edinburgh*, vol. XXXII, 1885). — WEGMANN, Notes sur l'organisation de la Patella vulgata (*Rec. zool. suisse*, t. IV, 1886). — HALLER, Untersuchungen über marine Rhipidoglossen (*Morph. Jahrb.*, Bd. IX, 1883) — WEGMANN, Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides (*Arch. de zool. expér.*, série 2, t. II, 1884). — BOUTAN, Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle (*Arch. de zool. expér.*, série 2, t. III*bis*, 1886). — BERGH, Die Titiscanien (*Morph. Jahrb.*, Bd. XVI, 1890). — HALLER, Die Morphologie der Prosobranchier gesammelt durch die Vettor Pisani (*Morph Jahrb.*, Bd. XIV, XVI, XVIII, 1888-92). — LACAZE-DUTHIERS, Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets [*Ann. d. Sc. nat.* (*Zool.*), série 4, t. XIII, 1860]. — GARNAULT, Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans (*Actes Soc linn. Bordeaux*, 1887). — BERNARD, Recherches sur Valvata piscinalis (*Bull. Sc. France et Belgique*, t. XXII, 1890). — BOUVIER, Étude sur l'organisation des Ampullaires [*Mém. Soc. Philom.* (centenaire), 1888]. — MÜLLER, Ueber Synapta digitata und über die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Berlin, 1852. — GEGENBAUR, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig, 1855. — GRENACHER, Die Augen der Heteropoden (*Abhandl. Naturforschender Gesellschaft Halle*, Bd. XVII, 1886).

3. — *Euthyneures :*

VAYSSIÈRE, Recherches anatomiques sur les mollusques de la famille des Bullidés [*Ann. d. Sc. nat.* (*Zoologie*), série 6, t. IX, 1880]. — VAYSSIÈRE, Recherches zoologiques et anatomiques sur les mollusques opistobranches du golfe de Marseille [*Ann. Mus. Marseille* (*Zoologie*), t. II et III, 1885-1888]. — LACAZE-DUTHIERS, Anatomie et physiologie du Pleurobranche orange [*Ann. d. Sc. nat.* (*Zoologie*), série 4, t. XI, 1859]. — MAZZARELLI, Ricerche sulla morfologia e fisiologia dell' apparato riproduttore nelle Aplysiæ del golfo di Napoli (*Atti R. Accad. Sc. Napoli*, série 2, vol. IV, 1891). — BOAS, Spolia Atlantica. Bidrag tie Pteropodernes Morfologi og Systematik (*Vid. Selsk. Skr.* 6 Række, *Naturvid. og math. afd.*, IV. Kjobenhavn, 1886).— PELSENEER, Report on the Pteropoda, Anatomy (*Zool. Challenger Expedit.*, part LXVI, 1888). — ALDER and HANCOCK, A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca. London, 1845-1855. — TRINCHESE, Æolididæ e famiglie affine (*Atti R. Accad. dei Lincei*, anno CCLXXIX, 1882). — BERGH, Die Kladohepatischen Nudibranchier [*Zool. Jahrb.* (*Abth. f. System.*), Bd. V, 1890]. — HANCOCK, On the anatomy of Doridopsis (*Trans. Linn. Soc. London*, vol. XXV, 1865). — LEIDY, Special anatomy of the terrestrial Gasteropoda of the United States (in BINNEY, The terrestrial Air-breathing Mollusks of the United States, vol. I). Boston, 1851. — NALEPA, Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren (*Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien*, Bd. LXXXVII, 1883). — DE LACAZE-DUTHIERS, Du système nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques (*Arch. de zool. expér.*, série 1, t. I, 1872). — HENCHMAN, The origin and development of the central nervous system in Limax maximus (*Bull. Mus. Compar. Zool. Cambridge*, vol. XX, 1890). — BARFÜRTH, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber (*Arch. f. Mikr. Anat*, Bd. XXII, 1882). — BROCK, Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der Stylommatophoren Pulmonaten (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLIX, 1886). — JOYEUX-LAFFUYE, Organisation et développement de l'Oncidie (*Arch. de zool. expér.*, série 1, t. X, 1882). — DE LACAZE-DUTHIERS, Histoire de la Testacelle (*Arch. de zool. expér.*, série 2, t. V, 1887). — PLATE, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken [*Zool. Jahrb.* (*Abth. f. Anat. und Ontog.*), Bd. V, 1891].

Classe 3 : SCAPHOPODA, Bronn.

Synonymie : *Solenoconcha*, Lacaze-Duthiers.

Mollusques à sexes séparés et à tête assez rudimentaire, dont les bords du manteau sont soudés ventralement de façon à former un tube ouvert antérieurement et postérieurement, renfermant tout le reste du corps et recouvert d'une coquille de la même forme. — Type : le Dentale.

I. — MORPHOLOGIE

1. Conformation extérieure et téguments. — La forme générale du corps est allongée, légèrement courbée, à concavité dorsale. Par suite

de la soudure ventrale de ses bords latéraux, le ***manteau*** forme une cavité palléale tubuleuse, à deux orifices terminaux, dont l'antérieur est le plus grand. Cette cavité palléale est souvent réduite à un étroit canal, dans les portions moyenne et postérieure, par suite de l'extension dans le manteau, du foie, des glandes génitales et même du rein (surtout chez les *Siphonodentalium*).

La partie antérieure du corps ou *région céphalique*, recouverte par le manteau (fig. 86, XVI), est située dorsalement (au côté concave); elle forme une sorte de saillie tubuleuse ou « trompe » non invaginable, à ouverture antérieure, parfois entourée de lobes découpés ou palpes multiples (fig. 86, I). Cette trompe présente latéralement deux poches creuses ou « abajoues » (fig. 85, V). En arrière et dorsalement, se trouvent deux lobes tentaculaires symétriques, plus ou moins aplatis (fig. 85, IV), portant un grand nombre de filaments ciliés (captacules) renflés à leur extrémité; ces filaments sont dirigés en avant et exsertiles; ils se régénèrent lorsqu'ils sont perdus, d'où la taille différente qu'ils peuvent présenter.

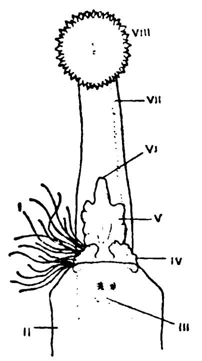


Fig. 85. — Région antérieure de *Siphonodentalium*, vu dorsalement, grossi. I, captacules, II, manteau; III, emplacement de la radule; IV, lobes tentaculaires (celui de droite dépouillé de ses filaments); V, abajoues; VI, bouche; VII, pied; VIII, son disque terminal épanoui.

Le *pied* est long, cylindrique, dirigé en avant, pouvant faire saillie par l'orifice palléal antérieur; il est terminé par trois lobes : un médian conique et deux latéraux, aliformes, parfois plissés longitudinalement; ou bien par un disque rétractile (fig. 85), à bord papilleux, parfois pourvu d'un tentacule filiforme en son milieu (*Pulsellum*).

2. Système nerveux et organes des sens. — Le système nerveux comprend quatre paires de centres, plus le stomatogastrique. Les ganglions cérébraux sont accolés l'un à l'autre dorsalement à l'œsophage; ils innervent notamment les lobes tentaculaires. Chacun d'eux est juxtaposé au ganglion pleural correspondant (fig. 86, XIV), qui innerve le manteau. Les ganglions cérébral et pleural sont réunis au centre pédieux par un long connectif commun qui ne se bifurque qu'à l'entrée dans les ganglions cérébral et pleural. Les deux centres pédieux sont situés dans le pied (fig. 86, III) et accolés l'un à l'autre. — La commissure viscérale naît des centres

pleuraux; elle est assez longue et présente postérieurement deux centres viscéraux symétriques (fig. 86, IX), simples renflements ganglionnaires de forme mal définie, situés de part et d'autre de l'anus sous les téguments et réunis par une commissure passant en avant du rectum. — Des ganglions cérébraux naît la commissure labiale infra-œsophagienne, portant de chaque côté un ganglion (VI), dont sort une branche de la commissure stomato-gastrique proprement dite. Celle-ci passe entre le bulbe buccal et l'œsophage (au côté ventral de celui-ci); sur son milieu se trouvent deux ou quatre ganglions symétriques; de la commissure stomato-gastrique naît, de chaque côté, un nerf se rendant à l'organe subradulaire, sous lequel il se termine par un petit ganglion.

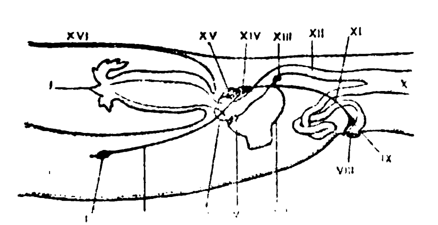


Fig. 86. — Partie moyenne d'un *Dentalium*, vu du côté gauche, grossi. I, bouche; II, pied; III, ganglion pédieux; IV, connectif pédieux; V, commissure labiale et VI, son ganglion; VII, masse buccale; VIII, anus; IX, ganglion viscéral; X, estomac; XI, commissure viscérale; XII, œsophage; XIII, ganglion stomato-gastrique, dont le commissure naît du ganglion de la commissure labiale (VI); XIV, ganglion pleural; XV, ganglion cérébral; XVI, partie antérieure du manteau.

Les trois *organes sensoriels* différenciés sont les filaments tentaculaires ou captacules, l'organe subradulaire et les otocystes.

Les tentacules (vraisemblablement organes tactiles et olfactifs) sont dorsaux et ont la forme de lobes, sur lesquels sont portés un grand nombre d'appendices filiformes, dont l'extrémité renflée est un peu creusée latéralement. Dans chacun de ces « captacules » se trouve un ganglion terminal et un système de cellules ganglionnaires dont les prolongements sont unis à des éléments neuro-épithéliaux situés dans le creux susmentionné.

L'organe subradulaire est une saillie ciliée située au côté ventral de la cavité buccale, en face de la mandibule et sous laquelle la commissure stomato-gastrique envoie deux petits ganglions; l'épithélium de cette saillie renferme des terminaisons nerveuses.

Les otocystes sont situés dans le pied, sur la face postérieure des ganglions pédieux.

3. **Système digestif.** — La trompe (fig. 85, 86), conduit à la cavité buccale véritable située dans le tronc, à la base du pied (fig. 86, VII).

Cette cavité présente dans son intérieur une mâchoire dorsale impaire et une radule ventrale; le sac de la radule est court, mais ses cartilages et ses muscles sont puissants et forment ainsi une masse buccale volumineuse (fig. 86, VII). L'œsophage est assez court et présente deux grandes poches latérales symétriques, dirigées ventralement, correspondant aux poches œsophagiennes des Placophores et des Aspidobranches. L'estomac n'est que la portion arquée du canal digestif, dans laquelle vient déboucher le foie. Celui-ci, situé en arrière du tube intestinal est formé de cæcums rayonnants, réunis en deux lobes, qui s'étendent dans les côtés du manteau et s'ouvrent côte à côte à droite et à gauche dans le canal alimentaire. Chez *Siphonodentalium*, la masse principale en est située en avant des glandes génitales, et deux longs cæcums parallèles la continuent postérieurement jusqu'à l'extrémité : la symétrie apparente du foie n'y existe pas et tous les cæcums se dirigent, en rayonnant, à gauche, où ils débouchent par un seul orifice L'intestin est recourbé en avant (fig. 86) et forme quelques anses toutes contenues dans la masse antérieure du corps, près de la cavité buccale; il débouche au dehors en arrière de la commissure viscérale, sur la ligne médiane, après avoir reçu du côté droit, une glande anale.

4. **Sytème circulatoire.** — L'appareil circulatoire est excessivement simple dans sa structure : il ne présente pas de vaisseaux différenciés ni de cœur possédant un ventricule à parois musculaires très développées. Tout au plus, y a-t-il au voisinage du rectum une partie plus contractile, sans « vaisseaux » afférents ni efférents, continue avec le reste des espaces sanguins. Ceux-ci sont des sinus sans endothélium, répartis dans les différentes parties du corps, et dont les principaux sont le périanal, le pédieux, le viscéral et les palléaux dont les parties dorsale antérieure et ventrale postérieure médianes, plus limitées, ont l'apparence de vaisseaux.

Il n'y a pas d'avantage d'appareil respiratoire spécialisé. La respiration s'effectue par la paroi intérieure du manteau, plus particulièrement vers la région ventrale antérieure.

5 **Système excréteur.** — Il y a deux reins symétriques; ils sont situés en avant de la glande génitale, à la face ventrale de la région moyenne du corps et s'étendent un peu latéralement. Ce sont deux sacs à parois peu plissés, peu étendus en longueur, entre la masse

intestinale et l'estomac. Ils s'ouvent au dehors de part et d'autre de l'anus.

6. **Système reproducteur.** — Les sexes sont séparés ; la glande génitale impaire médiane est très allongée, occupant toute la portion postérieure et dorsale du corps, sous les muscles rétracteurs. Elle est divisée en lobes transversaux symétriques. Son extrémité antérieure se rétrécit en conduit infléchi vers la droite et débouche dans le rein de ce côté.

7. **Développement.** — Les œufs pondus isolés, se segmentent irrégulièrement après la fécondation : les cellules ectodermiques se multiplient beaucoup plus rapidement que la grosse cellule endodermique, assez longtemps unique (fig. 6). Quand celle-ci se segmente à son tour, il y a invagination des cellules endodermiques qu'elle produit et formation d'une gastrula à large blastopore. Ce dernier se trouve primitivement à l'extrémité postérieure de l'embryon. Celui-ci s'allonge et acquiert antérieurement une houppe ciliée et autour d'elle, des cercles ciliés multiples (quatre) parallèles qui se réduisent à mesure qu'ils deviennent plus saillants, en formant le « voile » locomoteur.

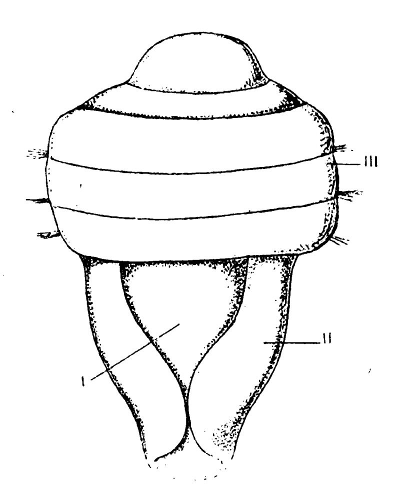


Fig. 87. — Larve de *Dentalium*, âgé d'un jour et demi, vue ventralement, × 110; d'après KOWALEVSKY. I, pied; II, lobe gauche du manteau ; III, velum.

Le blastopore reste ouvert et se rapproche peu à peu de l'extrémité antérieure, par la face ventrale. Au côté dorsal naissent deux saillies palléales latérales, parallèles et symétriques, s'étendant latéralement vers le côté ventral (fig. 87, II), où elles finissent par se réunir. La coquille sécrétée par ce manteau, d'abord en forme de coupe, prend, comme celui-là, celle d'un tube, par suite de la soudure de ses bords latéraux. La coquille embryonnaire renflée se voit encore à l'extrémité initiale de certains *Siphonodentalium*.

A la face ventrale apparaît une saillie, le pied (fig. 87, I), qui s'allonge en avant et à l'aide de laquelle l'animal peut ramper après

la disparition du voile. Les ganglions cérébraux naissent par deux invaginations ectodermiques profondes, symétriques, dans le champ vélaire; les otocystes, par invagination à la surface du pied, et les ganglions pédieux, après les otocystes, par épaississements ectodermiques.

La cavité endodermique donne naissance à l'estomac et à l'intestin; le foie se développe aux dépens de la paroi stomacale. L'anus ne se perce que fort tard.

II. — Ethologie.

Tous les Scaphopodes sont des animaux marins, fouisseurs, laissant généralement sortir du fond leur extrémité postérieure.

Ils se nourrissent surtout d'organismes très inférieurs : Diatomées, Protozoaires. Il en existe environ une centaine d'espèces, réparties dans toutes les mers, depuis le littoral jusque vers une profondeur de 4,000 mètres. L'existence des Scaphopodes est connue depuis le Dévonien.

III. — Systématique.

La classe des Scaphopodes est fort homogène et ne renferme que trois genres assez voisins l'un de l'autre ; ces genres sont rangés dans une seule famille : *Dentaliidæ*, dont les caractères sont par conséquent ceux de la classe.

Dentalium, Linné. — Pied présentant à son extrémité deux lobes latéraux aliformes : *D. entalis*, Linné; Océan et Méditerranée.

Siphonodentalium, Sars. — Pied terminé par un disque rétractile concave (fig. 85) : *S. vitreum*, Sars; Océan Atlantique septentrional.

Pulsellum, Stoliczka. — Pied terminé par un disque rétractile pourvu d'un tentacule central : *P. lofotense*, Sars; Océan Atlantique septentrional.

IV. — Bibliographie.

Lacaze-Duthiers, Histoire de l'organisation et du développement du Dentale [*Ann. d. Sci. nat.* (*Zoologie*), sér. 4, t. VI, VII, VIII, 1856-1858] — Sars, Om Siphonodentalium vitreum (*Univ. Progr.*, Christiania, 1861). — Sars, Malacozoologiske Jagtaggelser (*Vid. Selsk. Forhandl.*, 1865). — Plate, Ueber den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen (*Zool. Jahrb. Abth. f. Morph.*, Bd. V, 1892). — Kowalesky, Etudes sur l'Embryogénie du Dentale (*Ann. du Musée de Marseille* (*Zoologie*), t. I, 1883).

Classe 4 : LAMELLIBRANCHIA, Blainville.

Synonymie: *Acephala testacea*, Cuvier; *Conchifera*, Lamarck; *Pelecypoda*, Goldfuss; *Lipocephala*, Lankester.

Mollusques à région céphalique rudimentaire, à manteau divisé en deux lobes symétriques, droit et gauche, recouvrant et renfermant entièrement le corps et portant chacun une valve coquillière. — Type : La Moule.

I. — Morphologie.

1. **Conformation extérieure et téguments.** — 1° Le *manteau* est formé de deux lobes attachés dorsalement au tronc et s'étendant latéralement jusqu'au point de pouvoir se rejoindre au delà du pied. Il est normalement assez mince, ne comprenant entre ses épithéliums interne et externe que du tissu conjonctif et des fibres musculaires; exceptionnellement, les glandes génitales s'y étendent dans les deux lobes (*Mytilidæ*), ou seulement dans le lobe droit (*Anomiidæ*). Sa surface intérieure peut présenter des modifications glandulaires, dont les principales sont les glandes hypobranchiales, spéciales aux Protobranchiés, où elles sont situées postérieurement, en dehors des branchies.

Les bords du manteau sont simples (*Nucula*, fig. 94), ou à duplicatures — au nombre de trois, généralement (fig. 88) — dont l'intérieure est rabattue en dedans chez les *Pectinidæ*, sous forme de « voile » (fig. 110). Ils présentent alors des glandes, des taches pigmentées et des organes sensoriels divers : papilles, tentacules, yeux Les deux lobes ont leurs bords libres, l'un par rapport à l'autre, sur toute leur étendue, dans *Nucula* (fig. 94), les *Anomiidæ*, *Arcidæ* (fig. 109), *Trigoniidæ*, *Pectinidæ* (fig. 110). Dans tout le reste du groupe, ils sont partiellement unis l'un à l'autre par la concrescence de leurs bords, localisée en une, deux ou trois places plus ou moins étendues (fig. 88). Il n'existe qu'un point d'union dans les *Solenomyidæ* (fig. 108), *Aviculidæ*, *Ostreidæ*, *Entovalva* (fig. 117), *Mytilidæ*, *Carditidæ*, *Astartidæ*, *Crassatellidæ*, la plupart des *Lucinidæ* (fig. 111), des Najades (fig. 112) et certains *Cyrenidæ* (*Pisidium*) — Cette soudure se trouve à la partie postérieure et y détermine un orifice situé en regard de l'anus : c'est l'orifice anal ou exhalant (servant à la sortie des fèces, de l'eau respi-

ratoire, etc.), séparé du reste de l'ouverture palléale, par lequel entre l'eau alimentaire et respiratoire et fait saillie le pied ; de là le nom de « biforés » donné aux formes dont le manteau est ainsi constitué (il faut remarquer que dans beaucoup de Najades, cet orifice s'est divisé en deux, dont le plus antérieur est situé dorsalement (fig. 112, XIV et XVII) et dont le plus postérieur — topographiquement — est le véritable orifice anal.)

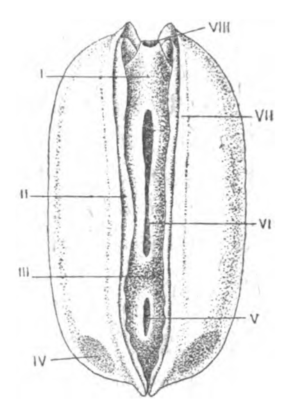


Fig. 88. — *Kellya suborbicularis*, vu ventralement, grossi; d'après DESHAYES. I, suture palléale antérieure; II, duplicature moyenne du bord du manteau; III, suture palléale postérieure; IV, adducteur postérieur; V, orifice anal; VI, orifice ventral; VII, duplicature externe du manteau; VIII, orifice antérieur.

Outre cette première soudure, il en existe une seconde dans les *Dreissensiidæ*, *Mutelidæ* et tous les autres Eulamellibranchiés et Septibranchiés. Cette deuxième soudure est voisine de la première et limite entre elles deux une ouverture juxtaposée à l'orifice anal — que l'on appelle orifice blanchial ou inhalant — et, d'autre part, un troisième orifice (d'où le nom de triforés) antéro-ventral, « pédieux ». Ce dernier est généralement grand, en raison inverse de l'étendue de la deuxième soudure, et directe du développement du pied qui y passe lorsqu'il fait saillie (dans *Kellya* cependant, fig. 88, ce n'est pas le troisième orifice, antérieur, qui sert au passage du pied, mais le deuxième, ventral.)

Enfin, la deuxième soudure, lorsqu'elle est très allongée, c'est-à-dire quand le pied est aussi devenu rudimentaire, peut présenter un quatrième orifice palléal : c'est le cas pour *Solen*, *Lutraria*, *Glycimeris* et divers Anatinacea (*Myochama*, *Chamostrea*, *Cochlodesma*, *Thracia*, fig. 101, *Pholadomya* et *Aspergillum*).

Les deux orifices palléaux postérieurs (anal et branchial), ou au moins l'anal (dans certains *Lucinidæ*), sont souvent plus ou moins prolongés sous forme de tubes musculaires, extensibles hors de la coquille (dans la plupart des Lamellibranches fouisseurs et perforants). Ces tubes ou « siphons » (fig. 101, 114, 116, 118) peuvent être libres (exemple : *Tellina*, *Scrobicularia*, fig. 118) ou soudés entre eux, partiellement (*Tapes*) ou totalement (*Pholas*, *Teredo*). Le développement des siphons prend parfois une importance

considérable, leur volume pouvant atteindre et dépasser celui du reste du corps; il est poussé à l'extrême dans *Teredo* (fig. 114, 115), où ces organes forment la masse principale de l'animal et renferment les branchies.

Les *muscles palléaux*, qui s'insèrent sur la coquille, forment plusieurs groupes distincts :

A. — Le muscle dit *orbiculaire*, s'étendant tout autour du bord de chaque lobe et servant de rétracteur de ces bords.

B. — Une partie spécialisée de ce muscle, au côté postérieur, à son origine sur les siphons, dont elle constitue le *rétracteur*, développé proportionnellement à ceux-ci et interrompant la ligne courbe que forme le muscle orbiculaire.

C. — Les *adducteurs* de la coquille, au nombre de deux au plus; l'antérieur, dorsal et antérieur à l'ouverture buccale (fig. 111, 112, etc.), apparaît le premier dans le développement (*Mytilus*, fig. 102, *Modiolaria*, *Ostrea*, *Pecten*, *Montacuta*, *Cardium*, *Dreissensia*, *Pisidium*, Najades, fig. 104); il diminue d'importance chez les *Mytilidæ* adultes (il est même nul dans *M. latus*), est très réduit ou généralement nul dans les *Anomiidæ* et les Pseudolamellibranchiés, très réduit dans *Teredo* (fig. 115) et nul dans *Etheria* et *Tridacna* (fig. 113) adultes. L'adducteur postérieur est ventral et antérieur à l'anus. Lorsque le muscle antérieur se réduit et disparaît chez l'adulte, le postérieur devient plus ventral (dans les formes, de différents groupes, dites monomyaires).

Ces deux muscles adducteurs produisent, par leur contraction, le rapprochement des deux valves et la fermeture de leur coquille; aussi se réduisent-ils quand les valves perdent leur mobilité (*Galeomma*); ils sont nuls chez *Chlamydoconcha* et *Aspergillum*. Ces muscles sont généralement perpendiculaires à la surface des valves; ils sont cependant très obliques chez les Lamellibranches fixés sur un côté : *Anomia*, *Pecten*. Leurs fibres sont attachées sur les cellules épithéliales dont la cuticule calcifiée forme la coquille. Ces fibres peuvent souvent constituer, dans chaque adducteur, deux parties distinctes, à aspect différent, la plus excentrique étant formée de fibres à apparence striée, surtout dans les Pseudolamellibranchiés à contractions rapides (nageurs) : *Pecten* (fig. 110), *Lima*.

La force absolue des muscles adducteurs est analogue à celles des muscles des Vertébrés; dans certains cas, ils résistent à la traction d'un poids égal à plusieurs milliers de fois celui de l'animal (sans sa coquille).

D. — Dans les Siphonés, les brides palléales séparant les orifices branchial et pédieux présentent souvent des faisceaux musculaires (croisés) allant du bord d'une valve à celui de l'autre et constituant ainsi des brides adductrices accessoires (exemple : *Donax*, *Soleno-curtus*). Chez les formes à manteau très fermé (dites « enfermées » exemple : *Saxicava*), ces muscles existent d'une façon continue, sur tout le long du bord ventral des valves (entre l'orifice branchial et le pédieux).

La *coquille* est formée de deux valves correspondant chacune à un lobe palléal; la couche intérieure (nacrée, avec les productions pathologiques appelées perles) est produite par toute la face interne du manteau; la partie extérieure, par les bords de ce dernier. Généralement symétriques, les valves sont fort asymétriques dans certains *Arca*, les *Anomiidæ*, *Pecten*, *Ostrea*, *Corbula*, *Chama*, *Pandora*, *Myochama*, etc. Chez un certain nombre de formes assez spécialisées, elles ne se joignent pas parfaitement au bord ventral et sont « bâillantes » : *Pholadidæ*, *Gastrochænidæ*, etc. Elles se joignent au contraire parfaitement au bord dorsal, où elles s'engrènent l'une dans l'autre par des dents et fossettes constituant la charnière; elles sont, en outre, toujours réunies (sauf chez les *Pholadidæ* et *Teredinidæ*) par un ligament de nature chitineuse, interne ou externe (partie non calcifiée de la cuticule palléale, c'est-à-dire de la coquille originellement unique); l'action de ce ligament combat celle des adducteurs et tend par conséquent à faire bâiller la coquille. Dans des cas exceptionnels, les deux valves se soudent dorsalement (quelques *Pinna* adultes); mais les bords du manteau ne se soudant pas entièrement au côté ventral, les deux valves ne se réunissent jamais l'une à l'autre de ce côté et ne forment jamais un tube d'une pièce, comme la coquille de *Dentalium*. Les bords du manteau se rabattent extérieurement sur la coquille chez les *Galeommidæ* et chez *Entovalva* (parasite interne).

Dans différentes formes, surtout quand la coquille est bâillante et le manteau très fermé et pourvu de siphons, les parties saillantes hors de la coquille produisent des pièces protectrices accessoires : indépendantes de la coquille, comme les pièces dorsales des *Pholas* (de une à cinq) et le tube calcaire de *Teredo* et *Fistulana*, ou bien soudées à la coquille : tube de *Aspergillum* (où les valves sont elles-mêmes soudées l'une à l'autre, dorsalement) et de *Pholadidea*. Dans *Teredo*, deux pièces calcaires mobiles (à muscles spéciaux) prennent également

naissance symétriquement, à droite et à gauche de l'extrémité libre de la masse siphonale (fig. 114, II) : « palettes ».

Les valves présentent généralement sur leur face interne l'impression des muscles palléaux (orbiculaire, siphonaux, adducteurs) et des rétracteurs du pied.

2° Le *pied*, comme dans les classes précédentes, est une saillie musculaire de la face ventrale, de forme et de puissance très variables. Dans la masse du pied s'étendent très habituellement les viscères, au moins le tube digestif et le foie et les glandes génitales, plus superficielles. Quand l'organe est très mobile, des faisceaux musculaires transversaux en joignent les deux faces latérales.

Dans sa conformation primitive, il constitue un cylindre plus ou moins aplati latéralement et terminé par une surface plantaire (Protobranches, fig. 94, 108; *Pectunculus*). Mais le plus généralement, l'organe est terminé ventralement par une carène plus ou moins allongée, avec deux pointes : antérieure et postérieure (*Trigonia*) ou seulement une pointe antérieure (disposition la plus fréquente : *Cardium*, *Tellina*, Najades, fig. 112, etc.). Cette pointe peut s'allonger beaucoup (exemple : *Poromya*, fig. 116) et donner même au pied l'aspect d'un tentacule (beaucoup de *Lucinidæ*, fig. 111) ou d'un long cylindre dirigé en avant et quelquefois terminé par un renflement sans forme constante (*Solen*, *Mycetopus*); l'organe peut ainsi reprendre secondairement une extrémité élargie de reptation (*Lepton*, certains *Erycina*). Dans *Spondylus*, il est terminé par un appendice globuleux, pédonculé. Enfin, le pied peut se rudimenter, dans les genres à locomotion restreinte ou nulle : perforants, à manteau très fermé (*Pholas*, *Teredo*, fig. 114) ou fixés par le byssus ou la coquille (*Pecten*, fig. 110, *Ostrea*, etc.).

Le pied constitue, en effet, l'organe locomoteur et sert surtout à fouir dans le sol meuble et à déplacer lentement l'animal par ses contractions successives, lorsqu'il est appuyé ou fixé par son extrémité antérieure. Les mouvements du pied sont dus à sa turgescence, amenée par l'afflux du sang, et à sa rétraction ultérieure par les muscles rétracteurs.

Le pied ne présente jamais de « pore aquifère » par lequel l'eau entrerait dans le système circulatoire. Mais il possède très généralement sur la ligne médiane, plus ou moins en arrière, un orifice (= le pore pédieux ventral des Gastropodes, fig. 29) menant dans une cavité

« byssogène » où débouche le produit de sécrétion de glandes unicellulaires situées dans le pied. Cette sécrétion, passant entre les cellules épithéliales de la cavité byssogène (fig. 90), se durcit au contact de l'eau, sous forme de fils dont la réunion constitue le byssus. Celui-ci sert à attacher l'animal; mais cette fixation n'est pas invariable (exemples : *Mytilus*, *Dreissensia*, etc.). L'organe byssogène est fort peu développé dans les Protobranches, qui manquent de byssus fonctionnel. A son maximum de spécialisation, il montre une cavité à nombreux plis ou lames intérieures (fig. 89), multipliant la surface de sécrétion et un épais tronc de byssus s'engageant plus ou moins dans un sillon semi-cylindrique creusé sur la carène du pied, en avant de l'orifice du byssus, et dans lequel se trouvent des glandes muqueuses unicellulaires assez volumineuses.

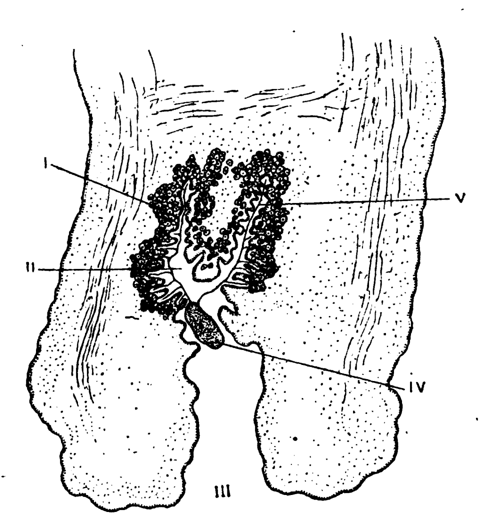


Fig. 89. — Coupe transversale du pied de *Lyonsia*, par l'orifice de la cavité byssogène, × 25. I, glandes byssogènes; II, cavité du byssus; III, orifice du byssus; IV, byssus; V, racines du byssus.

Les formes où le byssus est surtout bien développé chez l'adulte sont : *Anomia*, *Arca* (fig. 109), *Mytilus*, *Avicula*, *Pecten*, divers Myacés (*Saxicava*) et Anatinacés (*Lyonsia*, fig. 89), Cardiacés (*Tridacna*, fig. 113); *Dreissensia*, etc. Chez *Anomia*, le byssus (« ossicule ») revêt un aspect particulier, prend une consistance pierreuse et fait saillie par le côté droit, dans un trou de la valve plate de ce côté. Dans divers cas, l'appareil byssogène entre en régression chez l'adulte (exemples : certains *Unio*, où la cavité byssogène se ferme, fig. 112, IX; *Cyclas*, où elle est fort bien développée, avec son byssus, chez l'embryon). Chez *Entovalva*, l'appareil byssogène paraît modifié en un organe en forme de ventouse (fig. 117, V).

Les muscles *rétracteurs du pied* (et de la masse viscérale y contenue) forment normalement quatre paires (deux antérieures, rétracteurs et protracteurs; une moyenne, élévateurs; une postérieure,

rétracteurs) insérées symétriquement vers le bord dorsal des valves, entre les deux adducteurs. Chez les formes les plus primitives, ces muscles sont très étendus dans le sens longitudinal et forment une série presque continue (certains Protobranches). Ailleurs, ce sont surtout les quatre rétracteurs extrêmes qui sont bien développés, les autres étant rudimentaires ou nuls (fig. 111). En général, les « Monomyaires » (à adducteur unique) n'ont conservé que les rétracteurs postérieurs (fig. 113); ceux-ci n'existent même que d'un côté dans diverses formes, fixés sur une valve (*Pecten*, où il n'y a que le rétracteur gauche, fig. 119, devenu aussi nul dans *P. magellanicus*).

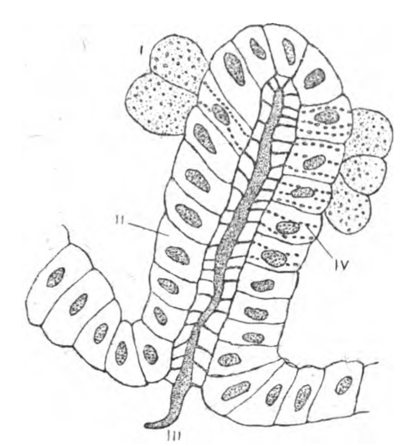


Fig. 90. — Coupe transversale d'un sillon de la cavité byssogène de *Modiolaria discors*, × 400; d'après CATTIE. I, glandes byssogènes; II, épithélium de la cavité byssogène; III, racines du byssus; IV, secrétion des cellules byssogènes passant entre les cellules épithéliales.

Quand le pied se réduit et que l'appareil byssogène a pris, en compensation, un grand développement, les muscles rétracteurs (postérieurs surtout) s'insèrent sur cet appareil et deviennent ainsi muscles rétracteurs du byssus.

2. **Système nerveux et organes des sens.** — Les différentes paires de ganglions sont toujours assez éloignées l'une de l'autre; elles sont réduites à trois en général; mais dans les Protobranches, il y en a encore quatre distinctes.

La paire cérébrale est supra-œsophagienne; chaque élément en est accolé à un ganglion pleural dans les Protobranches. Les connectifs pédieux, chez ces derniers, sont au nombre de deux de chaque côté : le connectif cérébro pédieux (fig. 91, XIII) et le pleuro-pédieux (II); ils ne sont jamais libres sur toute leur étendue, mais fusionnés (comme dans les Hétéropodes, *Atlantidæ* et les Scaphopodes), sur la moitié de leur longueur, vers le centre pédieux, chez les *Nuculidæ* (fig. 91) et sur presque toute leur longueur dans les *Solenomyidæ*. Chez les autres Lamellibranches, le centre pleural est intimement fusionné avec le cérébral et il n'y a plus qu'un seul connectif pédieux de chaque côté.

La commissure viscérale part des centres pleuraux chez les Protobranches (fig. 91), des centres cérébro-pleuraux chez tous les autres Lamellibranches; elle passe assez superficiellement tout autour de la masse viscéro-pédieuse (fig. 112), en dedans des orifices rénaux, et présente sur sa partie la plus postérieure une paire de ganglions (fig. 91, 112).

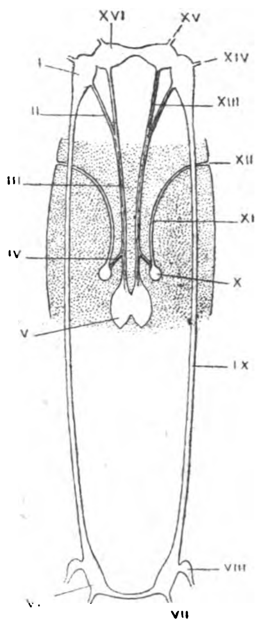


Fig. 91. — Système nerveux de *Nucula*, vu dorsalement, grossi (la partie moyenne du pied représentée en pointillé). I, ganglion pleural; II, connectif pleuro-pédieux; III, tronc commun des connectifs cérébro-pleuro-pédieux; IV, nerf otocystique; V, ganglion pédieux; VI, ganglion viscéral; VII, nerf palléal postérieur; VIII, osphradium; IX, commissure viscérale; X, otocyste; XI, canal otocystique; XII, orifice extérieur de l'otocyste; XIII, connectif cérébro-pédieux; XIV, nerf palléal antérieur; XV, nerf des palpes; XVI, ganglion cérébral.

Chacune des trois paires principales peut présenter des caractères particuliers, suivant les différentes formes :

1° Les ganglions *cérébraux* (cérébro-pleuraux) sont situés au-dessus de l'orifice buccal, généralement contre la face postérieure de l'adducteur antérieur (fig. 112), lorsqu'il existe. Chez les *Solenomyidæ*, ils se trouvent plus en arrière. Ils sont accolés l'un à l'autre dans les Protobranches, séparés partout ailleurs (fig. 91), sauf chez certains *Mactra* et *Venus*. Ils innervent les palpes, l'adducteur antérieur, la partie antérieure du manteau, et envoient des fibres aux otocystes (fig. 91, 112) et aux osphradies.

2° Les ganglions *pédieux* sont placés, dans la masse pédieuse, plus ou moins loin des cérébraux, toujours accolés l'un à l'autre; ils sont plus ou moins réduits quand le pied s'atrophie (*Teredo*, fig. 115, IV; *Ostrea*).

3° Les ganglions *viscéraux* se trouvent situés, chez les Protobranches, assez bien en avant du muscle adducteur postérieur; ailleurs, contre la face ventrale de ce muscle (*Thracia*, cependant, les a en avant, fig. 101), et dans les formes très spécialisées, en arrière de ce muscle (*Pholas* et surtout *Teredo*, fig. 115, VII). Ces centres sont superficiels et sont guère recouverts que par l'épithélium tégumentaire; toutefois, chez *Lima*, ils sont placés assez profondément dans la masse viscérale. Les deux ganglions viscéraux sont

originairement séparés : Protobranches (fig. 91), *Anomiidæ*, la plupart des *Arca* et des *Mytilidæ*, *Avicula*, *Ostrea* et certains *Lucinidæ* (*Montacuta*); ils sont, au contraire, juxtaposés dans *Pectunculus*, *Limopsis*, certains *Arca*, les *Trigoniidæ*, *Modiolaria*, *Pectinidæ*, la généralité des Eulamellibranches et les Septibranches. Ils innervent les branchies, le cœur (par un nerf récurrent autour de l'adducteur), l'adducteur postérieur, la partie postérieure du manteau et les siphons.

Il n'y a pas de système stomato-gastrique différencié; les deux branches de la commissure viscérale donnent naissance, par leur face médiane, à des filets se rendant au tube digestif.

Organes des sens. — *A*. La *sensibilité tactile* est surtout localisée sur les parties les plus exposées, c'est-à-dire les bords du manteau, dans lequel court le nerf circumpalléal, résultant de la jonction du nerf palléal antérieur (sortant du ganglion cérébro-pleural) et du nerf palléal postérieur (sortant du ganglion viscéral). Ces bords portent très fréquemment des papilles sensorielles ou des tentacules plus ou moins développés, sur tout leur pourtour (*Solenomya*, fig. 108, *Lepton*, *Pecten*, fig. 110, et surtout *Lima*, où ils sont longs, contractiles et disposés en rangs multiples). Ces papilles sont, quand il y a soudure des bords palléaux, localisées au côté postérieur, à l'entrée de l'eau respiratoire (fig. 112), ou aux bords des siphons, ou autour des deux, formant une couronne tentaculaire (exemples : *Cardium*, *Tapes*, *Corbula*, *Poromya*, fig. 116). Parfois, il y a des tentacules isolés très développés : au bord antérieur (jonction des deux lobes), un tentacule médian chez *Lepton* et *Galeomma*, deux symétriques chez *Solen;* au bord postérieur, deux symétriques : *Solenomya;* un latéral droit : *Leda*.

Les palpes labiaux ne sont pas des organes tactiles très spécialisés et ont plutôt un rôle accessoire dans l'alimentation qu'un rôle sensoriel.

B. *Organes « olfactifs »* : osphradium et organe palléal. — A la naissance de chaque nerf branchial, contre le ganglion viscéral (donc, généralement sur le muscle adducteur postérieur), se trouve un ganglion accessoire (fig. 91), au-dessus duquel le tégument est modifié en organe sensoriel souvent pigmenté (exemple : *Arca*); l'organe ainsi constitué correspond à l'osphradium des Gastropodes. Sa situation à la base de la branchie rend vraisemblable qu'il sert à l'épreuve de l'eau respiratoire. Le ganglion osphradial reçoit des fibres nerveuses

venant, non du ganglion viscéral, mais du ganglion cérébral, par la commissure viscérale. Un organe accessoire de même nature est situé de part et d'autre de l'anus, sur le muscle adducteur postérieur (en arrière, par conséquent, des osphradies) : dans beaucoup d'Asiphonés (exemples : *Arcidæ*, *Trigoniidæ*, *Pectinidæ*, *Aviculidæ*), souvent avec tendance à l'asymétrie, l'organe droit étant alors le plus développé. Chez les Siphonés, où les branchies réunies cachent le muscle adducteur, l'organe s'est déplacé sur le nerf palléal postérieur et se trouve à l'extrémité intérieure du siphon inhalant, souvent sur un ganglion (dit « siphonal ») développé en ce point ; l'organe est alors une saillie épithéliale en forme de plaque glandulaire et sensorielle (*Leda*, *Donax*, *Pholas*), de lame (*Mactra*, etc.), de houppe (*Tellina*).

C. Otocystes. — Comme dans la généralité des mollusques, ils sont situés dans la masse pédieuse, au voisinage des ganglions pédieux. Dans les Protobranches, ces organes sont de simples enfoncements de l'épithélium superficiel du pied, communiquant avec le dehors par un fin canal qui souvre vers la base antérieure du pied (fig. 91, XI) ; des corps d'origine étrangère (grains de sable) y jouent le rôle de pierres auditives. Ailleurs, les otocystes sont fermés et renferment des pierres multiples (otoconies) : chez les Filibranches et Pseudolamellibranches ; une grosse pierre unique (otolithe) dans les Eulamellibranches et Septibranches, sauf *Saxicava* et les Anatinacés, où un otolithe coexiste avec des otoconies dans chaque otocyste. La paroi de la capsule auditive est formée de cellules « de soutien » ciliées, alternant avec des cellules sensorielles (qui sécrètent également l'humeur remplissant la capsule). Le nerf otocystique (fig. 91, 112) ne naît pas des centres pédieux ; il sort du connectif cérébro-pédieux ; ses fibres viennent du centre cérébral. Certaines formes fixées à demeure, à l'état adulte, manquent d'otocyste (*Ostrea*). Il a été observé que diverses formes (exemple : *Anomia*) perçoivent les sons transmis par l'eau.

D. Yeux. — Il n'existe d'yeux céphaliques chez aucun Lamellibranche adulte, ce qui est dû à la disposition du manteau et de la coquille, recouvrant entièrement le reste du corps. Mais, sur les seules parties qui peuvent faire saillie hors de la coquille, c'est-à-dire sur les bords du manteau et les siphons, il existe souvent des cellules pigmentées, dont la présence coïncide avec une grande sensibilité photodermatique (exemples : *Tellina*, *Mactra*, *Cardium*, *Venus*, *Solen*, *Pholas*). Par spécialisation, des taches pigmentées de cette nature

ont constitué des yeux sur le bord du manteau, sous deux formes principales : ceux des *Arcidæ* et ceux des *Pectinidæ.*

Chez la plupart des *Arcidæ* (*Arca*, sauf *A. diluvii; Pectunculus*), ces organes sont des appareils peu différenciés, réunis en groupe, des yeux à facettes ou composés, dont chaque élément est une cellule pigmentée (ommatidie) à cornée cuticulaire.

Fig. 92. — Coupe axiale de l'œil de *Pecten pusio*, × 100; d'après Rawitz. I, pédoncule oculaire, côté intérieur; II, nerf optique (rameau intérieur); III, couche pigmentée; IV, bâtonnets; V, épithélium pigmenté; VI, couche de cellules ganglionnaires; VII, septum; VIII, cristallin; IX, cornée externe; X, couche de cellules rétiniennes à bâtonnets; XI, tapetum; XII, rameau externe du nerf optique; XIII, nerf optique.

Chez les *Pectinidæ*, ces organes sont d'une structure plus compliquée et isolés, toujours en plus grand nombre sur le lobe gauche (ou supérieur) du manteau. Chacun d'eux est porté sur un court tentacule de la duplicature interne du manteau (fig. 110) et est constitué essentiellement d'un globe oculaire sous-épithélial. La moitié la plus superficielle de sa paroi constitue la rétine, à bâtonnets cuticulaires, de sorte que les éléments rétiniens ont leur extrémité libre dirigée vers l'intérieur du corps (fig. 92); la moitié profonde de la paroi est pigmentée, ainsi que le pourtour du tentacule oculifère; dans l'intérieur de la cavité oculaire se trouve une couche réfringente donnant aux yeux des Pectinidæ leur brillant éclat. Le nerf optique se subdivise et l'une de ses branches contourne la sphère de l'œil pour arriver à la rétine. Entre l'œil et l'épithélium externe cornéen (fig. 92), se trouve une cristallin de nature cellulaire (conjonctive), extra-oculaire et sous-épithélial par conséquent.

3. **Système digestif.** — La bouche est située à la partie antérieure du corps, dorsalement à l'origine du pied (fig. 110, 112). Chez

Solenomya, elle est plus en arrière que le muscle adducteur antérieur; mais, dans tous les autres « Dimyaires », elle se trouve au côté ventral de ce muscle. Elle a la forme d'une ouverture transversale symétrique (sauf chez *Anomia*), resserrée entre deux lèvres antéro-dorsale et postéro-ventrale, à bords simples, sauf dans les *Pectinidæ*, où elles sont découpées et ramifiées. Ces deux lèvres sont ordinairement continuées de chaque côté par deux lobes ou palpes labiaux (dont l'externe est le prolongement de la lèvre antérieure), auxquels elles passent insensiblement (exemple : chez *Arca*, fig. 109), ou (cas plus général) qui sont brusquement plus élargis. Ces palpes sont de forme variée, mais le plus souvent triangulaire; leurs faces en regard sont plissées transversalement et ciliées, de façon à conduire vers l'orifice buccal les particules qui passent à leur portée. Ces organes sont peu développés ou nuls dans divers *Lucinidæ* (*Axinus*, fig. 111, *Corbis*), dans *Limopsis* et certains *Cuspidaria*. Ils sont de très grande taille dans les *Tellinidæ*, où ils sont plus grands que les branchies, et chez *Poromya* (palpe postérieur, fig. 116). Dans les *Nuculidæ*, ils portent en arrière, à leur point de séparation, un prolongement tentaculaire commun, sillonné suivant sa longueur, exsertile, aidant aussi à rechercher la nourriture. Chez *Solenomya*, les deux palpes sont soudés ensemble et portent sur leur arête ventrale commune un sillon continuant l'espace interlabial.

Un premier renflement du tube digestif ou cavité buccale existe encore chez les Protobranches, avec deux petites poches glandulaires latérales et symétriques qui s'y ouvrent. Ailleurs, la bouche conduit directement dans l'estomac par un œsophage assez court (fig. 93, VII; 110), parfois presque nul, rarement musculaire (*Poromya*, carnivore).

L'estomac est une vaste poche ovoïde ou pyriforme, généralement aplatie bilatéralement et s'enfonçant plus ou moins dans la masse viscéro-pédieuse (fig. 110). Les parois en sont minces, sauf chez les Septibranches (carnivores), où elles sont musculaires. L'épithélium stomacal possède un épais revêtement cuticulaire caduc (fig. 93, V) (flèche tricuspide), protégeant les cellules sécrétantes de l'estomac. La cavité stomacale présente très généralement un cæcum pylorique et parfois un second cæcum ventral, antérieur (*Mytilus*) ou postérieur (*Pholadidæ* et *Teredinidæ*, fig. 115). Le premier a un épithélium élevé, à revêtement ciliaire très dense; il est plus ou moins long et s'étend parfois jusque dans le manteau (lobe gauche, *Mytilus latus*; lobe droit, *Anomia*).

Il renferme une production cuticulaire de forme cylindrique (stylet cristallin, fig. 93, IV), continue avec la flèche tricuspide ou revêtement

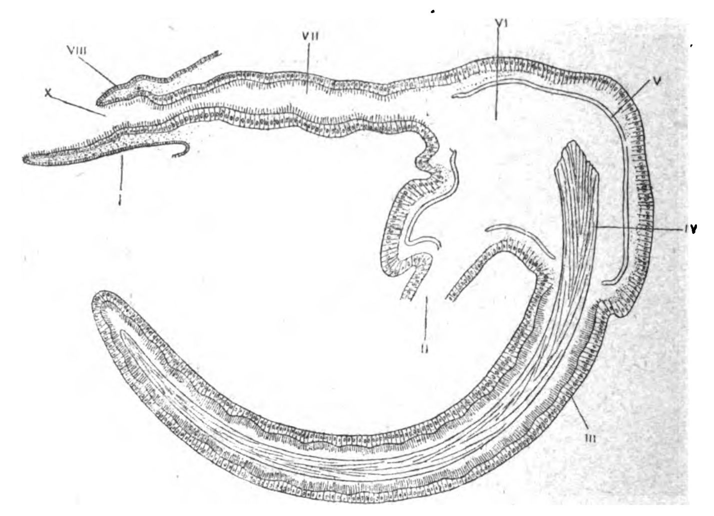


Fig. 93. — Coupe sagittale médiane de la partie antérieure du tube digestif de *Donax*, grossi ; d'après Barrois. I, lèvre inférieure ; II, intestin ; III, cæcum pylorique ; IV, stylet ; V, flèche tricuspide ; VI, cavité stomacale ; VII, œsophage ; VIII, lèvre supérieure ; IX, ouverture buccale.

cuticulaire stomacal. Dans un certain nombre de formes, ce cæcum est fusionné avec la partie initiale de l'intestin, avec lequel il communique par une fente étroite : *Mytilus edulis*, *Ostrea*, *Pecten*, *Lucinidæ* (*Montacuta*), *Tellinidæ* et *Psammobiidæ*, *Cardium*, Najades, *Mya*, *Solenocurtus*, Septibranches.

L'extrémité du stylet cristallin, faisant saillie dans l'estomac, y entre en diffluence par l'action des sucs digestifs et forme un ciment qui englobe les particules dures ingérées, de façon à protéger contre elles les parois de l'intestin.

Le *foie* constitue une volumineuse et assez symétrique glande acineuse, à cæcums encore très séparés dans les Protobranches. Il s'étend autour de l'estomac et dans le pied (fig. 101, 112) et est généralement recouvert en arrière et dorsalement par les glandes génitales. Il débouche ordinairement dans la partie antérieure de l'estomac par deux conduits. Cette glande (avec la glande génitale superficielle) fait saillie en arborescences dans la cavité palléale, chez certains *Lucinidæ* (*Axinus*, fig. 111, *Montacuta*).

L'intestin cilié naît presque toujours du côté ventral de l'estomac ;

il décrit dans la masse viscérale et pédieuse un certain nombre de circonvolutions (de 1 à 12), parfois toutes d'un seul côté (*Nuculidæ*, à droite), sauf dans *Anomia*, quelques *Arca* et tous les Septibranches, où il est très court. Le rectum, à gouttière longitudinale, traverse le ventricule du cœur (fig. 110, 112, 113), sauf chez *Nucula* (fig. 94), *Arca* et *Anomia*, où il passe au côté ventral de cet organe, et *Avicula*, la plupart des *Ostrea* et *Teredo* (fig. 115), où il est dorsal au cœur. Il passe toujours au dos du muscle adducteur postérieur et se termine en arrière de celui-ci, sur la ligne médiane (sauf dans les *Pectinidæ*, où l'anus est à gauche de cette ligne). Parfois, le rectum est récurrent et entoure presque complètement le muscle adducteur (certains *Pecten*, fig. 110, *Lima*). Dans quelques cas, son extrémité libre porte un appendice postérieur érectile (divers *Aviculidæ* et surtout *Pinna*).

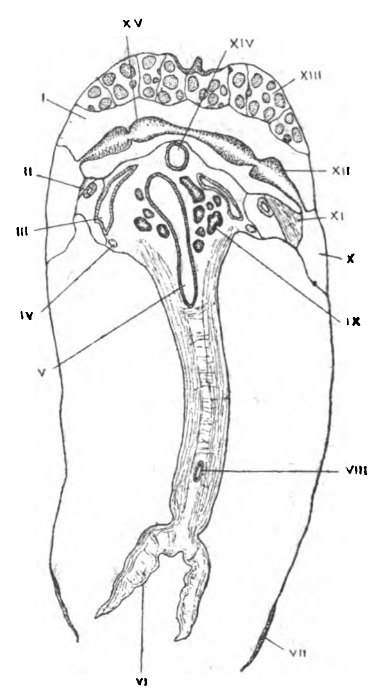


Fig. 94. — Coupe transversale de *Nucula*, passant par le cœur, × 12. I, péricarde; II, conduit génital; III, rein; IV, commissure viscérale; V, intestin; VI, pied; VII, bord du manteau; VIII, cavité byssogène; IX, foie; X, sinus afférent; XI, muscle rétracteur des palpes; XII, oreillette; XIII, ovaire; XIV, rectum; XV, ventricule.

4. Système circulatoire. — Comme chez tous les autres mollusques, le système circulatoire est parfaitement clos, constitué par de véritables vaisseaux plus ou moins dilatés, et des sinus à parois conjonctives propres. Il est entièrement séparé du milieu ambiant ainsi que du péricarde, comme on peut le voir chez les formes dont le sang est rouge; le fluide péricardique y est incolore et, comme dans les autres Lamellibranches, dépourvu de corpuscules sanguins.

Le sang forme souvent près de la moitié du poids du corps; il renferme des corpuscules nucléés à prolongements (amibocytes) et, dans certains cas, de corpuscules discoïdes, non amiboïdes, chargés d'hémoglobine : divers *Arca* (exemple : *A. tetragona*) et *Solen*

(exemple : *S. legumen*). Rouge dans ces dernières formes, il est souvent bleuâtre (dans certains *Veneridæ*, *Cardiidæ*, *Dreissensiidæ*, etc.), à cause de la présence d'hémocyanine.

Outre sa fonction habituelle, le sang joue un rôle important dans la turgescence des expansions tégumentaires : manteau et siphons d'une part, pied d'autre part.

L'organe central de la circulation est situé au côté dorsal, vers la charnière de la coquille, dans l'intérieur du péricarde, sauf chez les *Anomiidæ* adultes, où il fait librement saillie dans la cavité palléale, en arrière du muscle adducteur. Ce cœur est toujours formé d'un ventricule médian et de deux oreillettes latérales, symétriques (sauf dans quelques rares exceptions : *Anomia*).

A. — Le *ventricule* (qui bat une vingtaine de fois par minute dans l'huître adulte, et plus de cent fois dans de très jeunes) est entièrement libre dans le péricarde. Cependant, il lui est soudé dorsalement sur toute sa longueur chez *Pliodon*, et sur une partie, dans *Pandora*. Ses parois sont toujours très musculaires, à faisceaux ou fibres libres et entre-croisés. Ce ventricule peut être différemment situé par rapport au tube digestif : *a*) dorsal au rectum dans les *Nucula*, *Anomiidæ* et *Arca; b*) traversé par lui dans la majorité des Lamellibranches; *c*) situé ventralement à lui, chez *Teredo* et *Ostrea* (sauf *O. cochlear*), avec passage à cette dernière disposition dans *Pinna*, *Perna* et *Avicula*, formant encore chez le premier un mince anneau au dos de l'intestin et n'y étant plus que simplement accolé ventralement, sur toute sa longueur, dans les deux derniers. Chez *Nucula* (fig. 94) et *Arca*, il a l'apparence d'être formé de deux moitiés symétriques : il y est étiré transversalement avec rétrécissement sur la ligne médiane. Le ventricule est toujours séparé des oreillettes par des valvules musculaires qui empêchent le retour du sang dans celles-ci (fig. 97, XI).

B. — Les *oreillettes* sont assez épaisses et musculeuses dans les *Nuculidæ* (fig. 94), *Solenomyidæ* et *Anomiidæ*, où elles sont en rapport avec le conduit branchial efférent par l'extrémité antérieure de celui-ci seulement (ainsi d'ailleurs que chez *Pectunculus* et *Pecten*) : leur forme y est allongée, avec diamètre maximum vers le ventricule. Ailleurs, les parois en sont peu musculaires et minces. Elles sont alors en rapport avec les branchies, sur une grande longueur du conduit efférent ; leur forme est triangulaire et le diamètre longitudinal maximum vers la branchie. Les parois extérieures en sont fréquem-

ment recouvertes d'épithélium glandulaire de couleur brunâtre (glandes péricardiques, voir plus loin). Les deux oreillettes communiquent parfois entre elles, dans l'intérieur du péricarde : en arrière du ventricule et ventralement à ce viscère et aux aortes, dans tous les Pseudolamellibranches (*Aviculidæ*, *Ostreidæ* : fig. 95, *Pectinidæ*), chez *Pectunculus* et les *Mytilidæ*; en avant, et dorsalement à l'aorte, chez *Isocardia*.

C. Aortes. — Dans les formes à complexe circumanal (adducteur postérieur, bords du manteau et surtout *siphons*) peu développé, il ne sort du ventricule qu'un seul tronc aortique (comme dans les Amphineures et Gastropodes) : *Nuculidæ*, *Solenomyidæ*, *Anomiidæ*, *Mytilidæ*; ou bien l'aorte postérieure est encore très petite (*Pectunculus*). Dans les autres formes (surtout chez les Siphonés), il existe deux aortes, antérieure et postérieure, d'importance plus ou moins égale. L'aorte antérieure est dorsale à l'intestin, la postérieure ventrale (fig. 112); la branche pédieuse de l'aorte antérieure passe entre les paires de ganglions cérébraux et pédieux (fig. 112). Chez les *Ostrea* (fig. 95), *Vulsella*, *Tridacna*, *Teredo*, par suite du raccourcissement du corps, les deux aortes sont fusionnées.

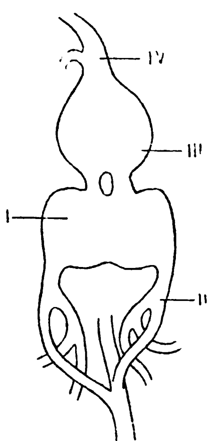


Fig. 95. — Cœur de *Ostrea*, grossi; d'après Poli. I, oreillettes fusionnées; II, vaisseau afférent; III, ventricule; IV, aorte.

Les expansions tégumentaires qui constituent le pied et le manteau — avec les siphons qui en dérivent, — étant très contractiles, produisent souvent par leur rétraction, un reflux de sang artériel vers le cœur : chez les Lamellibranches à pied ou siphons développés, des valvules placées à l'origine des aortes empêchent le retour du sang dans le ventricule ; il se trouve souvent aussi un sphincter à la naissance de l'aorte postérieure, et parfois une valvule dans l'artère siphonale.

En outre, des bulbes aortiques très développés existent souvent, séparés du ventricule par une des valvules ci-dessus, principalement sur l'aorte postérieure, où un bulbe très développé (intra-péricardique) se voit surtout dans beaucoup de Siphonés : *Veneridæ*, *Petricolidæ*, *Tridacnidæ*, *Mactridæ*, etc. Sur l'aorte antérieure, un bulbe ou renflement aortique se rencontre chez *Pecten*, les *Mytilidæ* (intra-péri-

cardique), *Anodonta* (extra-péricardique, fig. 112). Le sang artériel refluant vers le cœur, lors de la contraction du pied ou du manteau et des siphons, vient alors remplir ces divers bulbes.

Le fluide sanguin conduit, par les dernières ramifications des troncs artériels, dans les diverses parties de l'organisme, arrive dans des sinus veineux dont les principaux sont : les palléaux, le pédieux et le grand sinus (impair) ventral médian (entre le péricarde et le pied), séparé du pédieux par la « valvule de Keber », qui se ferme pendant la turgescence du pied. C'est de ce grand sinus médian que le sang veineux va aux conduits afférents des branchies, après avoir, pour la plus grande partie, irrigué les reins; mais une certaine quantité de sang arrive cependant aux oreillettes sans avoir passé par les branchies; ce sang vient du manteau : exemple, *Pecten*, etc.

La *branchie* (cténidie) est, de chaque côté, une saillie palléale occupant, entre le manteau et la partie postérieure de la masse viscérale, un espace plus ou moins long (parfois jusqu'aux palpes labiaux). Elle est formée d'un axe vasculaire sur chaque face duquel est insérée une rangée de filaments creux, aplatis, expansions de l'axe; ils sont orientés en sens opposé dans les Protobranches, où ils sont très larges, simples et libres (fig. 3). Dans tous les autres Lamellibranches, ces filaments sont plus longs et moins larges; les deux rangées en sont normalement dirigées parallèlement vers le côté ventral et leurs filaments repliés sur eux-mêmes ectaxialement vers le dos, de sorte que chaque rangée forme une lame double de deux feuillets (fig. 96, D, E), laissant dans son intérieur un espace ou cavité interfoliaire (servant dans diverses formes à l'incubation des œufs).

Les filaments successifs sont unis entre eux par des jonctions ciliaires (fig. 98) (Filibranches, où elles sont parfois spécialisées en « disques » dont les cils s'intriquent étroitement). Les deux branches, directe et réfléchie (et par suite les deux feuillets d'une même lame), sont réunies par des ponts (jonctions interfoliaires), conjonctifs dans les *Pectinidæ*, vasculaires chez les autres Pseudolamellibranches. Enfin, les différentes parties de l'appareil sont encore bien plus réunies dans les Eulamellibranches, où il y a toujours des jonctions interfilamentaires et interfoliaires, vasculaires toutes deux. Le sang du conduit afférent arrive alors dans la branchie par des vaisseaux qui cheminent entre les feuillets, avec les filaments des-

quels ils communiquent de part et d'autre, constituant ainsi les jonctions interfoliaires.

Chaque lame peut être affectée par un plissement transversal régulier, englobant un certain nombre de filaments : dans tous les Pseudolamellibranches et les plus spécialisés des Eulamellibranches ; le plissement est encore peu accentué dans les *Veneridæ*, et le devient beaucoup plus dans les Cardiacés (*Tridacna*, fig. 113), Myacés, etc.

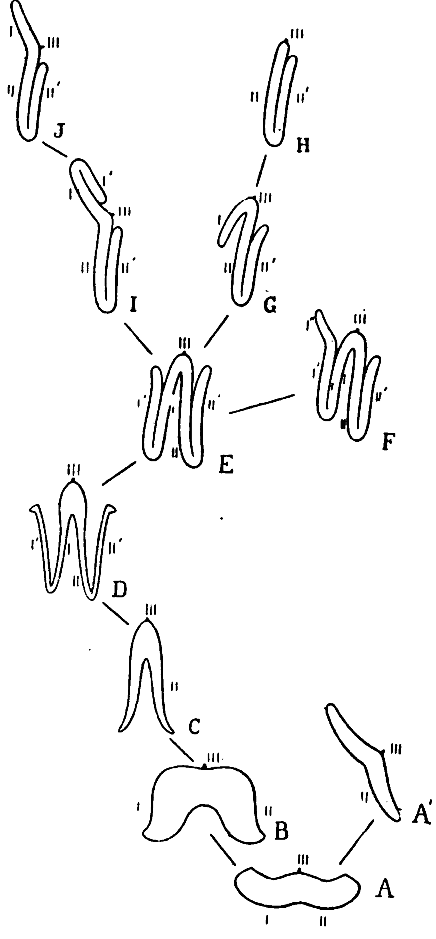


Fig. 96. — Coupes transversales de la branchie droite de divers Lamellibranches. *A*, *Leda; A'*, *Solenomya; B*, *Nucula; C*, type hypothétique ; *D*, Filibranche ; *E*, Eulamellibranche typique ; *F*, *Cardium; G*, *Lasæa; H*, *Lucina; I*, *Tellina ; J*, Anatinacé. — I, feuillet direct externe ; I', feuillet réfléchi externe ; II, feuillet direct interne ; II', feuillet réfléchi interne ; III, axe branchial.

La lame branchiale externe, au lieu d'être dirigée ventralement, parallèlement à l'interne (fig. 96, E), entre celle-ci et le manteau, peut être dirigée dorsalement, soit que la branchie n'ait pas de feuillet réfléchi (*Solenomya*, fig. 96, A'), soit qu'en possédant un, elle soit lisse (*Tellina*) ou plissée (Anatinacés). Cette lame externe peut voir ses dimensions se réduire et son feuillet réfléchi disparaître chez tous les Anatinacés (fig. 101). Enfin, cette lame externe peut être elle-même tout à fait nulle : c'est le cas seulement chez certains Lucinidæ (*Lucina*, *Corbis*, *Montacuta*, *Cryptodon*, fig. 96, H).

Les axes branchiaux sont libres postérieurement (à leur extrémité distale, comme chez les Gastropodes aspidobranches) et les branchies sans concrescence entre elles ni avec le manteau, par l'extrémité des filaments réfléchis (dans

les Protobranches, *Arcidæ*, fig. 109, *Trigoniidæ*, *Mytilidæ*, *Pectinidæ*, fig. 110); elles sont soudées entre elles, par l'extrémité dorsale des lames internes, dans les Anomiidæ; et partout ailleurs, elles sont en outre soudées au manteau, sur toute leur longueur, par l'extrémité libre du feuillet réfléchi externe; elles forment ainsi une cloison s'étendant jusqu'à la séparation des deux orifices palléaux postérieurs (anal et branchial) et divisant la cavité palléale en deux chambres : supra-branchiale ou cloacale, et infrabranchiale. L'eau respiratoire entre généralement dans la cavité palléale par le côté postéro-ventral (par l'orifice ou le siphon branchial s'il est différencié); elle passe alors, comme dans un filtre, entre les filaments branchiaux constituant la cloison ci-dessus, et sort par l'orifice anal.

Dans tout un groupe, les Septibranches, cette cloison branchiale perd sa structure normale par suite du développement prédominant de ses éléments contractiles et se transforme en un septum musculaire présentant des orifices qui s'ouvrent ventro-dorsalement (fig. 97); la

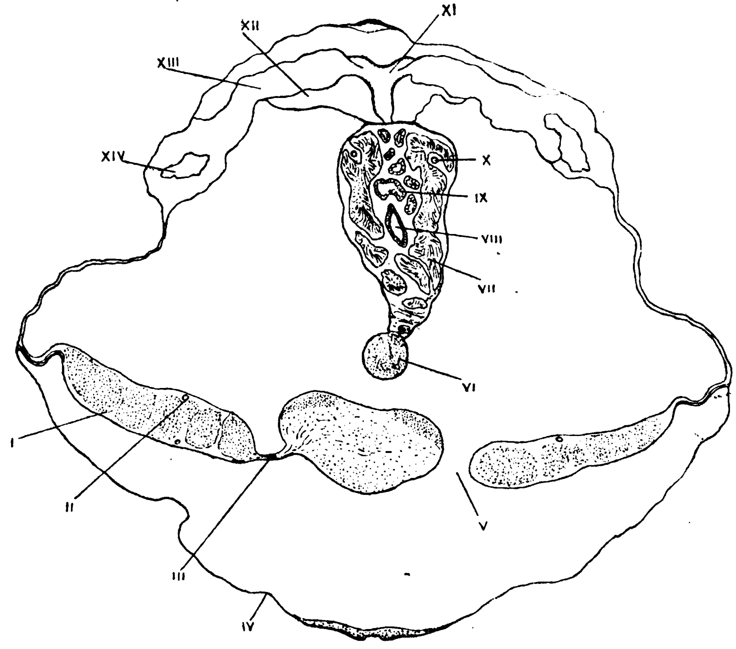


Fig. 97. — Coupe transversale de *Cuspidaria*, passant par le cœur; × 12; I, septum branchial; II, nerf branchial; III, sphincter d'un orifice; IV, manteau; V, orifice; VI, muscle rétracteur postérieur du pied; VII, testicule; VIII, intestin; IX, glande génitale accessoire; X, commissure viscérale; XI, ventricule; XII, péricarde; XIII, oreillette; XIV, rein.

respiration s'effectue alors par la surface interne du manteau, sur laquelle les contractions du septum musculaire font passer un puissant courant d'eau.

La paroi extérieure de chaque filament branchial est formée par une couche épithéliale continuant l'épithélium de la surface générale du corps; en certains points, cet épithélium est modifié et porte un revêtement ciliaire puissant : notamment sur les deux arêtes ventrales des filaments, où les cellules dites « de coin » entretiennent le vif courant d'eau à la surface des branchies, par les mouvements de leurs cils (fig. 98, II). Sur les deux faces du filament, se trouvent aussi des cellules « latérales » ciliées (fig. 98), assurant la jonction ciliaire des filaments entre eux. Chaque filament présente un appareil intérieur de soutien, formé par un épaississement longitudinal pair de son tissu conjonctif sous-épithélial. Cet épaississement est surtout développé vers le côté interne des feuillets, chez les *Anomiidæ* (fig. 98, I), *Arcidæ* et *Trigoniidæ*, et surtout vers le côté externe (donc ventral des filaments), dans les autres Lamellibranches.

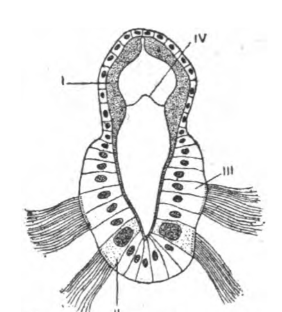


Fig. 98. — Coupe transversale d'un filament branchial de *Anomia*, × 400. I, épaississement conjonctif de soutien; II, cellules épithéliales « de coin »; III, cellules latérales ciliées (jonctions ciliaires); IV, septum de la cavité filamentaire.

La cavité filamentaire est divisée dans sa longueur par un septum conjonctif chez les *Anomiidæ* (fig. 98, IV), *Arcidæ* et *Pecten*. Le conduit branchial afférent occupe le côté dorsal de l'axe dans les Protobranches, et le sang, dans chaque filament, suit d'abord le côté dorsal puis le côté ventral, pour gagner ainsi le conduit branchial efférent qui le mène à l'oreillette, de sorte qu'il y a dans chaque filament deux courants en sens opposé; il en est de même dans les filaments étroits et encore libres des *Anomiidæ* et *Arcidæ*, de part et d'autre de la cloison qui divise la cavité filamentaire. Quand les cavités des filaments sont unies entre elles, au bord libre des feuillets réfléchis, il n'y a plus, pour chaque filament, qu'un courant dans un seul sens, allant du conduit afférent (de position variable) au conduit efférent commun des deux lames.

Dans de rares cas (*Mytilidæ*), il se développe, outre la branchie cténidiale normale, et au côté extérieur de celle-ci, de petites saillies palléales secondaires, sous forme d'organes plissés (« godronnés »), constituant des organes respiratoires accessoires.

5. **Système excréteur**. — Le péricarde est une poche dorsale médiane, située vers la partie postérieure de la masse viscérale et renfermant le cœur (fig. 94, 97, 99, 100, 110, 112), sauf chez les *Anomiidæ*. Il communique par deux orifices ventraux symétriques avec les deux reins. Ceux-ci sont constitués par deux sacs à paroi secrétante, irrigués par le sang veineux qui se rend aux branchies, et s'ouvrant chacun dans la cavité palléale par un orifice placé en dehors de la commissure viscérale (fig. 112, VIII). Ces organes se trouvent symétriquement à la partie postérieure du corps et s'étendent généralement jusqu'au muscle adducteur postérieur, sauf chez les Protobranches. Dans ces derniers (surtout *Solenomyidæ*), ils présentent la conformation la plus simple : chaque rein est un sac plus ou moins cylindrique, à large lumière, replié sur lui-même, de façon à avoir ses deux orifices (péricardique et extérieur) en avant. La paroi de ce sac est sécrétante et unie (sans plissement) sur toute son étendue, et les deux organes sont sans communication l'un avec l'autre.

Par une spécialisation plus grande, la disposition générale (reploiement et formations de deux branches antéro-postérieure et postéro-antérieure : fig. 100, VI) est conservée, mais les parois ont leur surface de plus en plus augmentée par des plissements multiples qui donnent au rein son aspect spongieux; la partie terminale (branche postéro-antérieure) se modifie parfois en conduit, perdant son rôle sécréteur, et entoure plus ou moins l'autre branche (Najades, fig. 112); enfin, les deux reins communiquent plus ou moins largement entre eux, surtout dans les formes les plus spécialisées : Myacés, Anatinacés, *Pholadidæ*, etc. L'organe se ramifie excessivement et s'étend sur toute la surface de la masse viscérale, jusqu'en avant, chez *Ostrea* (fig. 99), où il entoure aussi l'adducteur postérieur (comme dans *Pholas*). Les reins s'étendent également fort en avant dans *Mytilus*, la plupart des Anatinacés (pénétrant alors dans le manteau, de ce côté, chez les *Lyonsiella*). Dans les Septibranches, les reins sont entièrement baignés dans le sinus palléal (fig. 97).

La sécrétion des reins est expulsée sous forme liquide dans les Lamellibranches les plus archaïques; ailleurs, sous celle de concrétions solides à couches concentriques; à l'état normal, elle ne renferme que de l'urée.

Glandes péricardiques. — La paroi épithéliale du péricarde est aussi différenciée, dans certains endroits, en organe excréteur :

glandes péricardiques; celles-ci sont localisées sur les oreillettes, auxquelles elles communiquent une teinte brune (*Arcidæ*, *Mytilidæ*, *Pectinidæ*, *Ostreidæ*) ou auprès des oreillettes (*Aviculidæ*); elles sont moins développées dans les formes plus spécialisées, où elles existent

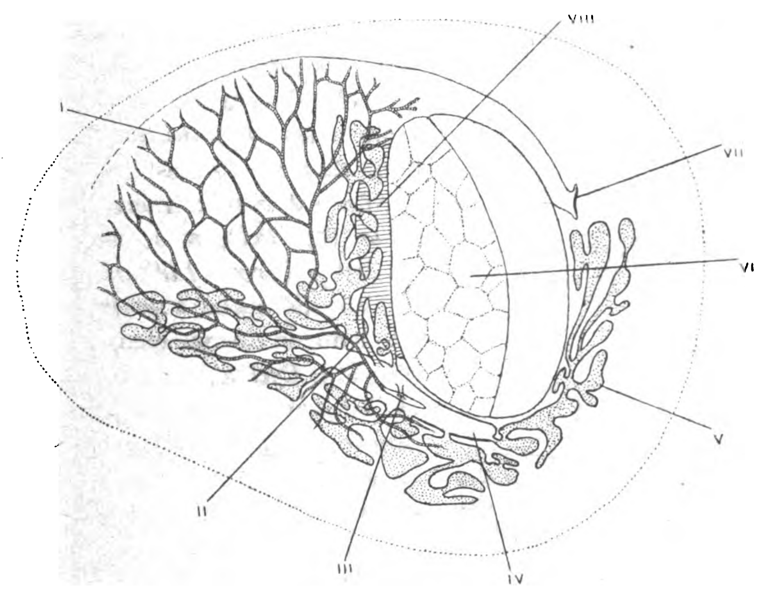


Fig. 99. — Systèmes reproducteur et excréteur de *Ostrea;* d'après Hoeck. I, glande génitale; II, orifice réno-péricardique; III, fente génito-rénale; IV, chambre rénale; V, lobes du rein; VI, adducteur (partie lisse); VII, anus; VIII, péricarde.

surtout dans *Pholas*, *Saxicava*. On les rencontre encore sur la paroi antérieure du péricarde et dans des enfoncements de celui-ci à l'intérieur du manteau (Najades. certains *Lucinidæ*, *Veneridæ*, *Cardiidæ*, *Tellinidæ*, *Solen*, *Pholas*, *Aspergillum*).

6. **Système reproducteur.** — Les sexes sont séparés, sauf chez les Anatinacés et quelques formes isolées : certaines espèces de *Pecten*, *Ostrea*, *Cardium* et les genres *Cyclas*, *Pisidium*, *Poromya*, *Entovalva*. Le dimorphisme sexuel n'est sensible que dans quelques *Unio* (*tumidus*, *batavus*), où la femelle est un peu plus large, transversalement, que le mâle. Il n'y a jamais d'organe d'accouplement ni de glande génitale accessoire, sauf dans *Cuspidaria* mâle (fig. 97, IX).

Les glandes génitales, paires et symétriques, occupent la partie superficielle, généralement la plus postérieure et dorsale de la masse

viscérale, et s'enfoncent souvent dans le pied. Elles s'étendent exceptionnellement à l'intérieur du manteau (dans les deux lobes : *Mytilidæ* : dans le lobe droit seulement : *Anomiidæ*). Dans quelques *Lucinidæ*, elles font (avec le foie) saillie dans la cavité palléale, sous forme d'arborescences (fig. 111). Chaque glande est un organe acineux (à cæcums ramifiés dans *Ostrea*, fig. 99) qui, dans la disposition la plus primitive, débouche à l'intérieur du rein correspondant : chez tous les Protobranches, elle s'ouvre encore à l'extrémité tout à fait initiale du rein, presque dans le péricarde (fig. 100); chez d'autres formes, plus près de l'orifice extérieur : *Anomiidæ*, *Pectinidæ* (fig. 110), puis, tout près de cet orifice (*Arca*). Ailleurs, la glande génitale débouche avec le rein dans une fente ou cloaque commun, *Ostrea* (fig. 99), *Cyclas*, certains *Lucinidæ*. Quand il existe une ouverture génitale propre, elle peut être sur une papille commune avec l'orifice rénal (*Mytilus*), ou bien (comme c'est le cas général) dans le voisinage plus ou moins immédiat de ce dernier orifice (fig. 112), au côté extérieur de la commissure viscérale.

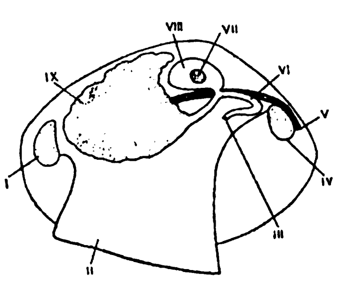


Fig. 100. — Schéma de *Nucula* montrant les rapports des glandes génitales avec le péricarde et les reins. I, adducteur antérieur; II, pied; III, orifice extérieur du rein; IV, adducteur postérieur; V, anus; VI, rein; VII, ventricule; VIII, péricarde; IX, glande génitale.

L'hermaphroditisme normal se réalise de plusieurs façons différentes :

A. — Chaque glande est hermaphrodite dans toute son étendue, c'est-à-dire uniformément constituée d'acini pouvant produire des œufs et des spermatozoïdes simultanément ou alternativement (*Ostrea edulis* et *O. plicata* = *stentina* [*O. virginiana* et *O. angulata* = *lamellosa* sont dioïques]).

B. — Les glandes sont différenciées en deux régions mâle (antérieure) et femelle, mais non séparées cependant et à conduit excréteur commun : *Pecten maximus*, *P. jacobæus*, *P. opercularis*, *P. glaber*, *P. irradians* (*P. varius* est dioïque); *Cyclas* (*cornea*, *lacustris*, *rivicola*), *Pisidium* (*pusillum*).

C. — Il existe de chaque côté un testicule et un ovaire, entièrement séparés et possédant chacun son conduit propre : Anatinacés et *Poromya*. L'ovaire est situé dorsalement et plus en arrière; le

testicule en avant et plus ventralement (fig. 101, III). Les orifices génitaux mâle et femelle d'un même côté sont voisins, sur une papille commune dans les Anatinacés, où l'ouverture mâle est en dedans de la commissure viscérale, l'ouverture femelle en dehors. Chez *Poromya*,

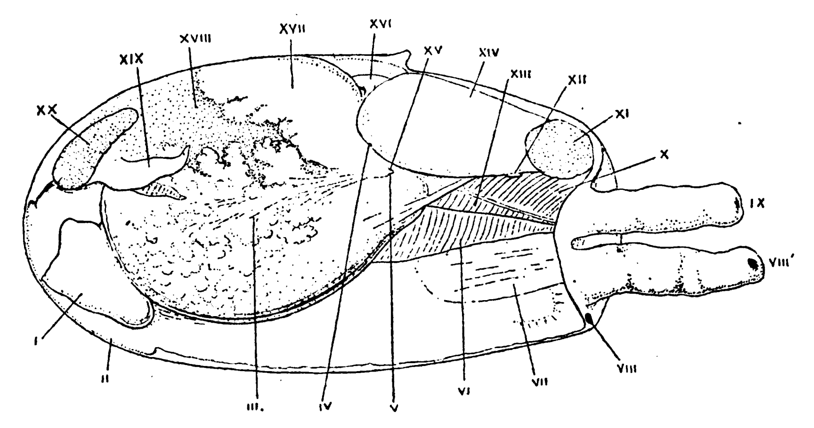


Fig. 101. — *Thracia* vu du côté gauche (manteau et branchie de ce côté enlevés), × 3. I, pied; II, orifice pédieux; III, testicule; IV, orifice rénal; V, ouverture mâle; VI, feuillet réfléchi de la lame branchiale interne; VII, rétracteur des siphons; VIII, quatrième orifice palléal; VIII', siphon branchial; IX, siphon anal; X, feuillet unique de la lame branchiale externe; XI, adducteur postérieur; XII, ganglion viscéral; XIII, feuillet direct de la lame branchiale interne; XIV, rein; XV, ouverture femelle; XVI, cœur; XVII, ovaire; XVIII, foie; XIX, palpes; XX, adducteur antérieur.

les deux conduits, mâle et femelle, se confondent dans un orifice commun, extérieur à la commissure viscérale.

On a observé des Najades accidentellement hermaphrodites, et un *Pecten glaber* d'un seul sexe. La couleur blanche éclatante permet toujours de reconnaître le testicule d'un hermaphrodite ou d'un mâle. Dans les hermaphrodites, les produits mâles paraissent mûrs les premiers.

7. **Développement.** — Il n'y a pas de Lamellibranches vivipares; mais un certain nombre d'entre eux le paraissent parce qu'ils sont incubateurs : leurs œufs éclosent hors des organes génitaux, dans les espaces branchiaux interfoliaires (ordinairement les internes : exemple les *Cycladidæ*, où il se forme des poches spéciales et où les œufs les plus âgés sont les plus antérieurs ; les externes, dans les *Unionidæ* de l'ancien continent et de l'Amérique du Nord); chez d'autres, la

première partie du développement se passe dans la cavité palléale, en dehors des branchies : *Ostrea edulis*, *Entovalva*.

Les œufs sont pondus isolés les uns des autres, généralement au printemps ou en été. Leur fécondation a lieu hors de la mère (exemple : *Pecten*, les *Ostrea* dioïques, *Mytilus*, dans tous lesquels la fécondation artificielle est par suite possible), ou dans la cavité palléale (chambre cloacale : exemple, *Cardium*, etc,) et même dans l'oviducte (*Ostrea edulis*). L'œuf est entouré d'une membrane vitelline souvent épaisse (Najades, Anatinacés, etc.), interrompue seulement au micropyle ou point d'attache à la paroi ovarienne, par lequel peuvent pénétrer les spermatozoïdes. Cette enveloppe disparaît dans les premiers moments de la segmentation. Celle-ci est inégale ; le pôle formatif est opposé au micropyle. Il y a généralement formation de gastrula par épibolie, rarement par invagination, mais parfois par un mode intermédiaire : épibolie d'abord, par multiplication des petites cellules ectodermiques autour d'une grosse cellule endodermique, chargée de granulations vitellines, assez longtemps unique, puis division de cette dernière et invagination des cellules endodermiques résultantes : *Ostrea*, *Cyclas*, Najades (dans ces deux derniers groupes, la cavité de segmentation est alors très grande : fig. 104). Le blastopore, resté ouvert dans *Ostrea*, par exemple, se ferme dans les *Cyclas*, Najades, *Teredo ;* mais la bouche se reforme rapidement par une invagination ectodermique, au même point. L'endoderme donne naissance à l'estomac (et au foie) et à l'intestin ; mais une invagination ectodermique anale, mettant ce dernier en communication avec le dehors, ne se produit que tard, après que la coquille est déjà bien formée. Le développement des organes, dans ses points essentiels, est conforme à ce qu'il est dans les autres classes (voir : Développement des mollusques en général) ; mais il y a cependant un certain nombre de points particuliers à noter :

La glande coquillière fait son apparition de très bonne heure, au point opposé au blastopore ; elle est unique comme dans les autres Mollusques, et, pendant son extension, donne naissance à une pellicule cuticulaire en forme de selle, qui se calcifie par deux points symétriques, droit et gauche, formant ainsi les deux valves de la coquille, dont le développement ne se fait toutefois pas aussi vite que celui des lobes palléaux (sauf chez les *Unionidæ*) ; les deux valves restent unies par la partie dorsale médiane de la coquille primitivement unique ; cette partie non calcifiée devient le ligament.

Une importante invagination ectodermique se produit presque partout, vers l'extrémité postérieure du pied : la cavité byssogène, même dans les formes sans byssus à l'état adulte : exemple, *Cyclas* (où le byssus larvaire attache l'embryon à la cavité incubatrice).

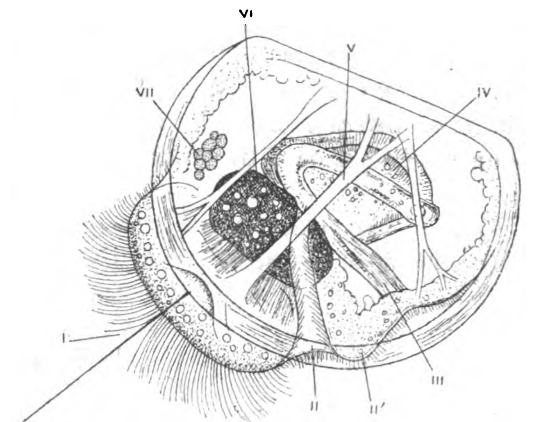


Fig. 102. — Embryon de *Mytilus edulis*, âgé de douze jours, vu du côté gauche. × 240; d'après WILSON. I, voile et flagellum; II, bouche; II', pied; III, rectum; IV, estomac; V, rétracteur du velum; VI, foie; VII, adducteur antérieur.

Le muscle adducteur antérieur se développe le premier (fig. 102). Deux yeux larvaires, avec cristallin, existeraient dans diverses formes, à la base du voile, de chaque côté de l'œsophage.

Les branchies naissent sous forme de filaments qui se développent un à un, à la partie postérieure (fig. 103, 107), entre le manteau et la masse viscérale, d'arrière en avant; ceux de la lame interne d'abord, puis ceux de l'externe; le reploiement de ces filaments et leur concrescence éventuelle se produit ultérieurement.

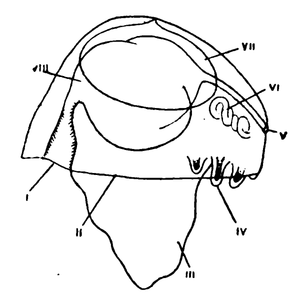


Fig. 103. — Embryon de *Pisidium*, vu du côté gauche, grossi; d'après LANKESTER. I, bouche; II, bord du manteau; III, pied; IV, filaments branchiaux; V, anus; VI, rein; VII, coquille; VIII, estomac.

Deux reins larvaires symétriques ont été constatés dans plusieurs groupes; ils sont constitués d'une partie profonde, en forme de canal cilié et d'une partie plus superficielle, s'ouvrant extérieurement, au côté postéro-ventral de la région céphalique (*Cyclas*, *Teredo*) et intérieurement, dans la cavité générale mésodermique.

Au point de vue de l'évolution de l'embryon, il faut distinguer deux modes bien différents de développement : 1° normal; 2° à métamorphoses et larves parasites.

1° Le développement direct peut être libre : dans beaucoup de

formes marines et chez *Dreissensia*, — ou avec incubation dans la lame branchiale interne : exemple, *Cyclas*, *Kellya*, *Teredo*, etc. Dans le développement libre, le velum est toujours assez saillant (fig. 102), mais jamais lobé, à flagellum central unique (nul chez *Pecten* et *Ostrea*). Dans le développement avec incubation, le velum est évidemment très réduit ou même nul (*Cycladidæ*, *Entovalva*).

2° Le développement à métamorphoses secondaires, acquises pendant l'ontogénie, est spécial aux *Unionidæ* (fig. 105-107). Ici, les œufs pondus au printemps ou en été, passent, au sortir de l'orifice génital, dans l'espace interfoliaire de la lame branchiale interne et de là dans celui de lame externe, par l'extrémité postérieure de la branchie, où ces deux espaces communiquent. L'incubation a lieu dans cette lame externe, où l'œuf subit les premières phases de son développement (voir plus haut ce qui est relatif à la segmentation et à l'invagination endodermique, fig. 104). La formation de la glande coquillière produit une coquille qui s'étend aussi rapidement que le manteau et qui possède un gros muscle adducteur antérieur (fig. 104); en arrière

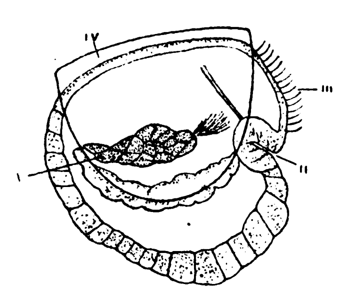


Fig. 104. — Embryon de *Anodonta*, vu du côté gauche, grossi; d'après GÖTTE. I, adducteur (antérieur); II, blastopore; III, bouclier cilié postérieur; IV, coquille.

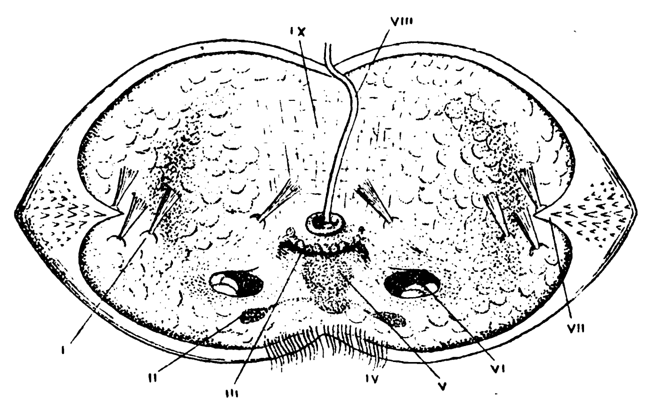


Fig. 105. — « Glochidium » de *Anodonta*, vu ventralement, grossi; d'après SCHIERHOLTZ. I, bouquet de soies; II, ganglions viscéraux; III, invagination stomodæale; IV, bouclier cilié; V, entéron (cavité endodermique close); VI, enfoncements latéraux; VII, crochet du bord de la valve; VIII, filament de byssus; IX, adducteur.

du blastopore, qui se ferme, il se produit un disque cilié qui fait tourner l'embryon dans l'œuf. Ce premier développement dure environ deux mois. Les embryons hivernent alors dans la lame branchiale, sans modification sensible de leur conformation.

Leur éclosion a lieu au printemps suivant : ils sortent alors par l'orifice anal ou dorsal (fig. 112, XVII), sous forme de « glochidium » (fig. 105), caractérisés par leur coquille à crochets au milieu du bord latéral des valves, et par un byssus larvaire (non homologue à celui des autres Lamellibranches : fig. 105), paraissant sortir de la partie postérieure du muscle adducteur, mais faisant en réalité plusieurs fois le tour de celui-ci. Les larves nagent en faisant claquer leurs valves et se fixent sur un hôte (branchies, nageoires d'un poisson); elles s'enkystent alors, par suite du développement pathologique de l'épithélium de l'hôte (fig. 106). La vie parasitaire dure de deux à cinq semaines. C'est pendant ce temps que se développent la plupart des organes qui étaient inutiles durant la vie larvaire (pied, otocystes, branchies, etc.), en général suivant le mode normal (voir Généralités sur les Mollusques), en grande partie, par prolifération de cellules de deux cavités symétriques, situées en arrière du muscle adducteur du glochidium (fig. 105, VI). Certains organes se reforment même à nouveau : les bords du manteau, fig. 107; la coquille change de forme, sans que toutefois tombe celle du glochidium. Le bouclier cilié, le byssus, etc., disparaissent.



Fig. 106. — Embryons de *Unio*, au premier jour de leur enkystement sur les branchies d'une perche.

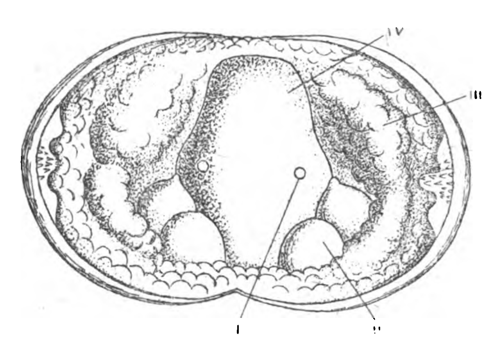


Fig. 107. — Embryon de *Unio*, après huit jours d'enkystement, vu ventralement, grossi; d'après Schierholtz. I, otocyste; II, filaments branchiaux; III, nouveau manteau; IV, pied.

Pendant les premiers temps de la vie parasitaire, la cavité endodermique fermée (archentéron) et la bouche stomodæale se joignent : mais ce n'est qu'à la fin, seulement, que l'anus s'ouvre par invagination proctodæale. Quand le jeune unionide quitte son hôte, son

évolution n'est pas terminée; les branchies croissent lentement, la lame externe se développant seulement à la troisième année; la maturité sexuelle n'est atteinte que vers cinq ans, mais la croissance continue encore plus tard.

8. **Définition générale.** — Les Lamellibranches sont des mollusques à pied ventral, ordinairement fouisseur et sans face plantaire, caractérisés par la symétrie de leur forme extérieure et de leur organisation intérieure; par leur région céphalique atrophiée, pourvue seulement, de chaque côté, d'une paire de palpes; par le manteau recouvrant entièrement le corps et divisé en deux lobes, droit et gauche, secrétant chacun une valve coquillière, un ou deux muscles transversaux joignant les deux valves; par la présence en arrière, sous le manteau, de deux branchies cténidiales latérales et symétriques, à extrémités distales postérieures, et dont les filaments présentent au plus haut degré le phénomène de concrescence, soit entre eux, soit avec le manteau.

II. — Éthologie.

Tous les Lamellibranches sont des animaux aquatiques, en majorité marins; quelques familles seulement habitent les eaux douces. Ils se nourrissent d'organismes microscopiques, principalement de végétaux inférieurs (Diatomées, etc.). Les Septibranches, seuls, sont franchement carnivores. Généralement ce sont des mollusques fouisseurs vivant à demi-enfoncés dans la vase ou le sable (fig. 118). Beaucoup sont sédentaires : fixés par leur byssus, ou d'une façon plus définitive par leur coquille même (*Ostrea*, *Spondylus*), ou perforants : dans le bois (*Teredo*), la pierre (*Lithodomus*, *Pholas*, *Clavagella*), les coquilles d'autres mollusques, etc.; certains d'entre eux sont nidificateurs, à l'aide de leur byssus (exemple : *Lima*); quelques-uns sont commensaux : *Modiolaria marmorata*, dans le test d'ascidies; *Vulsella*, dans des éponges; *Montacuta* sur des Spatangues; une forme est parasite dans l'œsophage d'un synapte (*Entovalva*, fig. 117). Peu d'espèces sont très mobiles : sauteurs, à l'aide du pied : *Tellina*, etc.; rampeurs sur les corps sous-aquatiques ou à la surface : *Lasæa*, *Cyclas*, etc.; nageurs, surtout les *Pectinidæ* (*Pecten*, *Lima*, par la fermeture rapide de leurs valves) et quelques formes allongées à manteau assez fermé : *Solen*, *Solenomya*, chassant l'eau par l'ouverture postérieure. Certaines

formes atteignent une taille de 70 (*Pinna*) et même de 75 centimètres (*Tridacna*).

Les Lamellibranches sont répandus dans toutes les régions de la terre, au nombre de plus de 5,000 espèces actuelles; diverses formes marines s'étendent jusqu'à 5,300 mètres de profondeur. On connaît des Lamellibranches fossiles depuis le Silurien.

III. — Systématique.

La classe Lamellibranches comprend cinq sous-classes ou ordres : *Protobranchia*, *Filibranchia*, *Pseudolamellibranchia*, *Eulamellibranchia*, *Septibranchia*.

1er ordre : **Protobranchia.**

Dans ces Lamellibranches, le manteau présente une glande hypobranchiale en dehors de chaque branchie : le pied a une surface ventrale plantaire et un appareil byssogène fort peu développé; le système nerveux présente un ganglion pleural distinct (fig. 91); les otocystes sont ouverts; le tube digestif a une cavité œsophagienne avec deux sacs glandulaires latéraux; les oreillettes sont musculeuses et il n'y a qu'une aorte, antérieure; les branchies ont des filaments non réfléchis, disposés en deux rangs dirigés en sens contraire (fig. 3); les reins sont simples, tout entiers glandulaires, sans communication entre eux; les sexes sont séparés, les glandes génitales débouchent dans l'extrémité intérieure des reins (fig. 100, IX).

Famille Nuculidæ.

Palpes libres, très grands, pourvus d'un appendice postérieur; filaments branchiaux tous orientés transversalement (fig. 3); coquille à bord dorsal anguleux, pourvu d'une charnière pliodonte.

Nucula, Lamarck. Cœur dorsal au rectum (fig. 94, 100); *N. nucleus*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Leda*, Schumacher. Cœur traversé par le rectum; manteau pourvu de deux siphons : *L. commutata*, Philippi; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Solenomyidæ.

Palpes soudés entre eux, de chaque côté; branchies dont les deux



rangées de filaments sont dirigées l'une dorsalement, l'autre ventralement; manteau présentant une longue suture postéro-ventrale (fig. 108, I), et un seul orifice postérieur.

Solenomya, Lamarck; caractères de la famille : *S. togata*, Poli; Méditerranée.

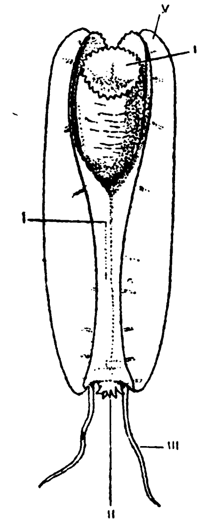


Fig. 108. — *Solenomya togata*, vu ventralement, d'après DESHAYES. I, suture palléale; II, petits tentacules de l'orifice postérieur; III, long tentacule; IV, extrémité épanouie (face plantaire) du pied; V, coquille.



2e ordre : **Filibranchia.**

Dans ces Lamellibranches, le pied est très généralement pourvu d'un appareil byssogène fort développé; les branchies sont lisses et leurs filaments parallèles sont dirigés ventralement, réfléchis et pourvus seulement de jonctions interfilamentaires ciliées. Cet ordre comprend trois sous-ordres : *Anomiacea*, *Arcacea* et *Mytilacea*.



Sous-ordre : **Anomiacea.**

Animaux asymétriques; muscle adducteur postérieur grand; cœur au dos du rectum et faisant saillie dans la cavité palléale; une seule aorte; branchies soudées entre elles; glandes génitales s'ouvrant dans les reins, et celle de droite s'étendant dans le manteau.



Famille ANOMIIDÆ.

Caractères du sous-ordre.

Anomia, Linné. Byssus calcifié, passant par un trou de la valve droite : *A. ephippium*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Placuna*, Bruguière. Byssus atrophié chez l'adulte; *P. placenta*, Linné; Océan Pacifique.

Sous-ordre : **Arcacea.**

Animaux symétriques; manteau entièrement ouvert; muscles adducteurs antérieur et postérieur bien développés; cœur dans le péricarde; deux aortes; branchies libres et sans jonctions interfoliaires; orifices génitaux et rénaux distincts.

Famille Arcidæ.

Bords du manteau portant des yeux palléaux composés; lèvres et palpes sans séparation (fig. 109, II); coquille à charnière pliodonte.

Pectunculus, Lamarck. Pied à surface plantaire, sans byssus; cœur traversé par le rectum : *P. glycimeris*, Linné; Océan Atlantique et

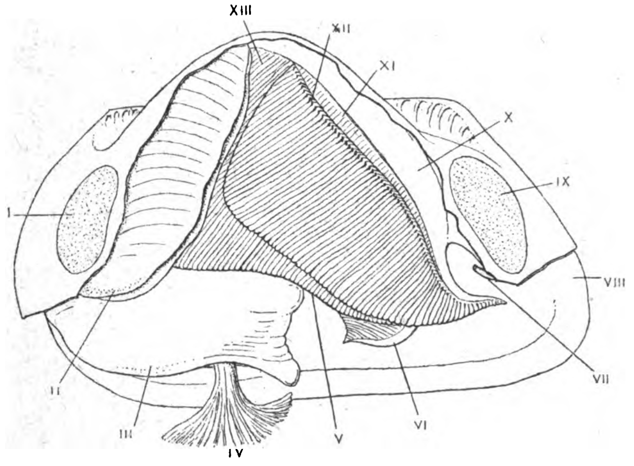


Fig. 109. — *Arca lactea*, vu du côté gauche (le lobe palléal de ce côté. enlevé), grossi; d'après Deshayes. I, adducteur antérieur; II, palpes; III, pied; IV, byssus; V, bord inférieur de la lame interne de la branchie gauche; VI, branchie droite; VII, anus; VIII, manteau; IX, adducteur postérieur; X. support branchial; XI, feuillet direct de la lame branchiale externe; XII, bord libre du feuillet réfléchi de la lame branchiale externe; XIII, feuillet direct de la lame branchiale interne.

Méditerranée. — *Limopsis*, Sassi. Pied à byssus; cœur traversé par le rectum : *L. aurita*, Brocchi; Océan Atlantique. — *Arca*, Linné. Pied à byssus (fig. 109), cœur dorsal au rectum : *A. lactea*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Trigoniidæ.

Pied en forme de hache, tranchant ventralement, à appareil byssogène atrophié, sans byssus; palpes distincts des lèvres.

Trigonia, Bruguière; *T. pectinata*, Lamarck; mers d'Australie.

Sous-ordre : **Mytilacea.**

Animaux symétriques; une suture palléale; muscle adducteur antérieur moins développé; une seule aorte; branchies à jonctions inter-

foliaires; glandes génitales s'étendant dans le manteau et s'ouvrant à côté des reins.

Famille MYTILIDÆ.

Caractères du sous-ordre :

Mytilus, Linné. Orifice anal sessile : *M. edulis*, Linné; Océan Atlantique. — *Modiolaria*, Loven. Orifice anal à siphon; adducteur antérieur assez fort : *M. marmorata*, Forbes; Océan Atlantique et Méditerranée.

3e ordre : **Pseudolamellibranchia.**

Dans ces Lamellibranches, le manteau est entièrement ouvert; le pied est peu développé; le muscle adducteur postérieur généralement seul présent; les oreillettes communiquent entre elles (fig. 95); les branchies sont plissées et les filaments branchiaux à jonctions interfoliaires conjonctives ou vasculaires; les glandes génitales débouchent dans les reins ou tout près de leur ouverture.

Famille AVICULIDÆ.

Appareil byssogène à byssus très fort; branchies soudées au manteau; orifices rénaux et génitaux voisins.

Avicula, Klein. Cœur accolé à la face ventrale de l'intestin; muscle adducteur postérieur seul présent : *A. tarentina*, Lamarck; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Pinna*, Linné. Cœur encore traversé par l'intestin; un petit adducteur antérieur : *P. pectinata*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Perna*, Bruguière.

Famille OSTREIDÆ.

Pas de byssus; fixation par la coquille; cœur généralement ventral à l'intestin; branchies soudées au manteau.

Ostrea, Linné : *O. edulis*, Linné; Océan Atlantique (fig. 95).

Famille PECTINIDÆ.

Byssus nul ou peu développé; une duplicature du bord palléal reployée intérieurement (fig. 110); généralement des yeux palléaux (fig. 92); branchies libres.

Pecten, Lamarck (fig. 110). Animal libre, à yeux palléaux; géné-

ralement hermaphrodite : *P. opercularis*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Spondylus*, Linné. Animal fixé par la coquille;

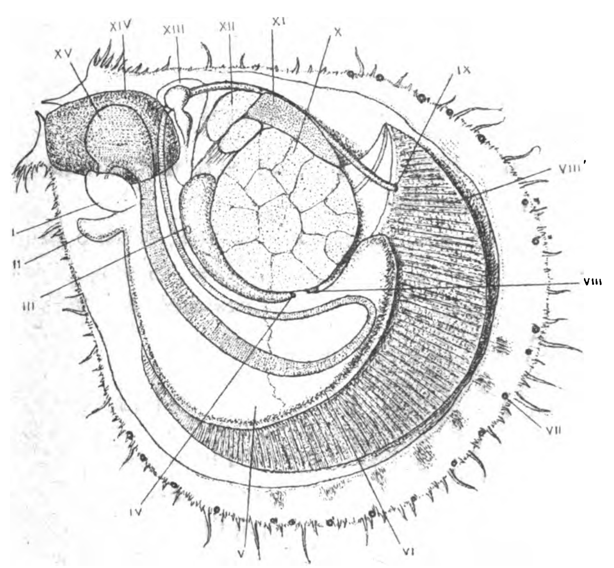


Fig. 110. — *Pecten opercularis*, vu du côté gauche, après l'enlèvement du manteau et de la branchie de ce côté. I, palpes; II, pied; III, point où la glande génitale débouche dans le rein; IV, orifice extérieur du rein : V, partie mâle de la glande génitale; VI, partie femelle; VII, œil palléal; VIII, ganglion viscéral; VIII', branchie; IX, anus; X, partie « striée » de l'adducteur; XI, partie lisse du même; XII, rétracteur du pied; XIII, cœur; XIV, foie; XV, estomac.

des yeux palléaux; pied à appendice pédonculé : *S. gaederopus*, Linné; Méditerrannée. — *Lima*, Bruguière. Animal libre; bords du manteau à longs filaments tentaculaires très nombreux : *L. hians*, Gmelin; Océan Atlantique et Méditerranée.

La famille *Dimyidæ* (*Dimya*, Rouault) est voisine.

4e ordre : **Eulamellibranchia.**

Dans ces Lamellibranches il y a toujours une ou plusieurs sutures palléales; généralement deux muscles adducteurs; les branchies ont des jonctions interfilamentaires et interfoliaires, toutes vasculaires, les dernières formant, dans l'intérieur des lames, des conduits afférents; les glandes génitales ont des orifices extérieurs propres.

Cet ordre renferme les sept sous-ordres suivants : *Submytilacea*, *Tellinacea*, *Veneracea*, *Cardiacea*, *Myacea*, *Pholadacea*, *Anatinacea*.

Sous-ordre : **Submytilacea.**

Manteau généralement bien ouvert, ordinairement à une seule suture, et sans siphons (sauf *Drèissensia*).

Famille Carditidæ.

Une seule soudure palléale; deux lames branchiales de chaque côté; pied caréné souvent byssifère.

Cardita, Bruguière. *C. calyculata*, Linné; Méditerranée.

Les familles *Astartidæ* et *Crassatellidæ* en sont très voisines.

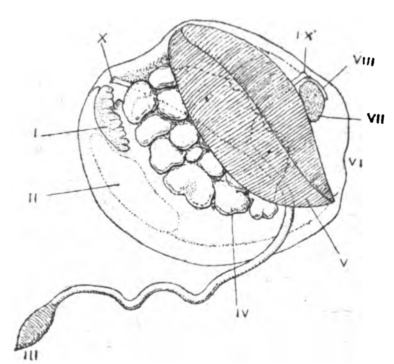


Fig. 111. — *Axinus flexuosus*, vu du côté gauche, grossi; I, adducteur antérieur; II, région glandulaire du manteau; III, extrémité du pied; IV, saillie des glandes génitales; V, branchie (lame interne); VI, orifice anal; VII, adducteur postérieur; VIII, rectum; IX, rétracteur postérieur du pied; X, rétracteur antérieur du pied.

Famille Cyprinidæ.

Pied assez long et coudé; deux sutures palléales; orifices papilleux.

Cyprina, Lamarck : *C. islandica*, Linné; Océan Atlantique Nord. — *Isocardia*, Lamarck.

Famille Lucinidæ.

Souvent une seule lame branchiale (l'interne); pied ordinairement vermiforme (fig. 111), sans byssus; muscle adducteur long.

Lucina, Bruguière. Orifice anal parfois prolongé en siphon; masse viscérale unie : *L. lactea*, Linné; Méditerranée. — *Axinus*, Sowerby. Deux lames branchiales, une seule suture palléale; masse viscérale arborescente : *A. flexuosus*, Montagu; Océan Atlantique (fig. 111). — *Montacuta*, Turton.

Famille Erycinidæ.

Deux lames branchiales; pied byssifère ou à face ventrale élargie; sexes séparés; animaux incubateurs.

Kellya, Turton : *K. suborbicularis*, Montagu (fig. 88). Océan Atlantique et Méditerranée. — *Lepton*, Turton. — *Lasæa*, Leach.

La famille *Galeommidæ* (*Galeomma*, Turton; *Chamydoconcha*, Dall) est voisine.

Famille Cyrenidæ.

Deux lames branchiales; pied non byssifère; animaux hermaphrodites, incubateurs, fluviatiles.

Cyclas, Bruguière : *C. cornea*, Linné; Europe. — *Pisidium*, Pfeiffer.

Famille Unionidæ.

Orifice pédieux allongé; pied long, comprimé, sans byssus.

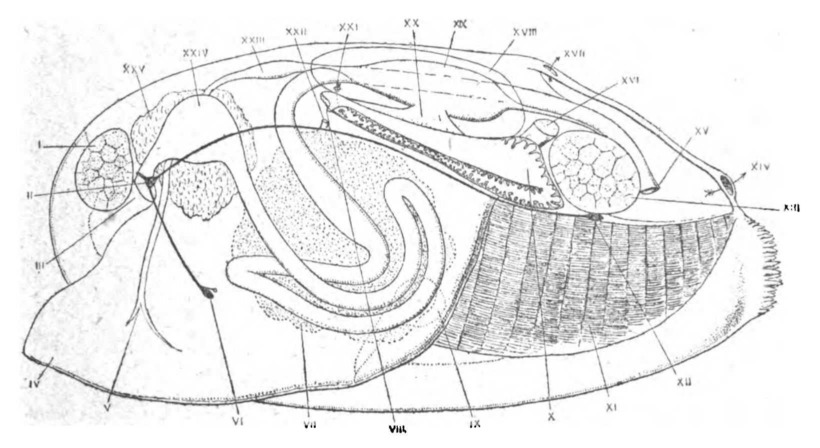


Fig. 112. — *Anodonta*, vu du côté gauche, après enlèvement du manteau et de la branchie de ce côté; schématisé. I, adducteur antérieur; II, ganglion cérébral; III, bouche; IV, pied; V, artère pédieuse; VI, ganglion pédieux et otocyste; VII, glande génitale; VIII, orifice extérieur du rein; IX, cavité du byssus rudimentaire de *Unio*, rapportée sur la figure de *Anodonta*; X, rein; XI, branchie droite; XII, ganglion viscéral; XIII, adducteur postérieur; XIV, orifice anal; XV, anus; XVI, rétracteur postérieur du pied; XVII, fente palléale dorsale; XVIII, péricarde; XIX, ventricule; XX, oreillette, XXI, orifice réno-péricardique; XXII, orifice génital; XXIII, bulbe artériel; XXIV, estomac; XXV, foie.

Anodonta, Lamarck (fig. 112) : *A. cygnæa*, Linné; eaux douces d'Europe. — *Unio*, Philipsson.

La famille *Ætheriidæ* est voisine.

Famille Dreissensiidæ.

Orifice pédieux court; pied cylindrique, byssifère; deux siphons.

Dreissensia, van Beneden : *D. polymorpha*, Pallas; eaux douces d'Europe.

Sous-ordre : **Tellinacea.**

Manteau assez ouvert; branchies lisses; siphons très développés (fig. 118); pied comprimé, allongé; palpes grands.

Famille Tellinidæ.

Lame branchiale externe dirigée dorsalement; siphons très allongés.

Tellina, Linné : *T. baltica*, Linné; Océan Atlantique. — *Scrobicularia*, Schumacher (fig. 118).

Famille Donacidæ.

Lame branchiale externe dirigée ventralement; siphons séparés.

Donax, Linné : *D. trunculus*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Mactridæ.

Lame branchiale externe dirigée ventralement; siphons réunis.

Mactra, Linné : *M. stultorum*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Sous-ordre : **Veneracea.**

Branchies légèrement plissées; pied comprimé; siphons généralement peu allongés.

Famille Veneridæ.

Pied linguiforme; siphons plus ou moins réunis.

Venus, Linné : palpes très petits; pied sans byssus : *V. verrucosa*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Tapes*, Megerle; palpes allongés; pied byssifère; siphons partiellement réunis : *T. pullaster*, Montagu; Océan Atlantique.

La famille *Petricolidæ* est très voisine.

Sous-ordre : **Cardiacea.**

Branchies très plissées; pied cylindroïde, plus ou moins allongé; généralement pas de siphons.

Famille Cardiidæ.

Pied long, géniculé, sans byssus; orifices palléaux voisins, à siphons très courts, entourés de papilles.

Cardium, Linné : *C. edule*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Tridacnidæ.

Pied court byssifère; orifices palléaux écartés; un seul adducteur (postérieur).

Tridacna, Bruguière (fig. 113) : *T. squamosa*, Lamarck; Océan Indien.

Fig. 113. — *Tridacna*, vu du côté gauche. I, bouche; II, pied; III, byssus; IV, extrémité postérieure de l'orifice pédieux; V, orifice branchial; VI, adducteur postérieur; VII, anus; VIII, orifice anal; IX, rétracteur postérieur du pied; X, bulbe aortique; XI, ventricule; XII, péricarde; XIII, branchie.

Famille Chamidæ.

Pied court, sans byssus; deux adducteurs; coquille fixée, asymétrique; orifices palléaux écartés.

Chama, Bruguière : *C. gryphoides*, Linné; Méditerranée.

Sous-ordre : Myacea.

Branchies très plissées; pied comprimé, plus ou moins réduit; orifice pédieux généralement petit; siphons bien développés.

Famille Psammobiidæ.

Siphons séparés, allongés; pied assez grand, linguiforme.

Psammobia, Lamarck : *P. vespertina*, Chemnitz, Méditerranée.

Famille Myidæ.

Siphons réunis; pied réduit, sans byssus.

Mya, Linné : *M. truncata*, Linné; Océan Atlantique. — *Lutraria*, Lamarck.

Famille Solenidæ

Pied fort, allongé, souvent cylindrique, sans byssus; siphons plus ou moins courts; branchies étroites.

Solenocurtus, Blainville. Siphons longs, réunis; pied gros, linguiforme : *S. multistriatus*, Scacchi; Méditerranée. — *Solen*, Linné. Siphons courts; pied long, cylindrique : *S. vagina*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Saxicavidæ.

Pied petit, byssifère; orifice pédieux très court.

Saxicava, Fleuriau : *S. rugosa*, Linné; Océan Atlantique.

Famille Gastrochænidæ.

Pied cylindrique, très petit, sans byssus; branchies étroites.

Gastrochæna, Spengler : *G. dubia*, Pennant; Océan Atlantique et Méditerranée.

Sous-ordre : **Pholadacea.**

Pied très court, discoïde, tronqué, siphons longs, réunis; pas de ligament.

Fig. 114. — *Teredo navalis*, vu ventralement. I, coquille; II, palette; III, siphon anal; IV, siphon branchial; V, masse siphonale; VI, pied.

Famille Pholadidæ.

Organes contenus dans la coquille; une ou plusieurs pièces testacées accessoires.

Pholas, Linné : *P. dactylus*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Pholadidea*, Goodall. — *Jouannetia*, Des Moulins.

Famille Teredinidæ.

Organes contenus en très grande partie dans le siphon branchial; masse siphonale vermiforme (fig. **114**), pourvue postérieurement de deux palettes calcaires.

Teredo, Linné : *T. navalis*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

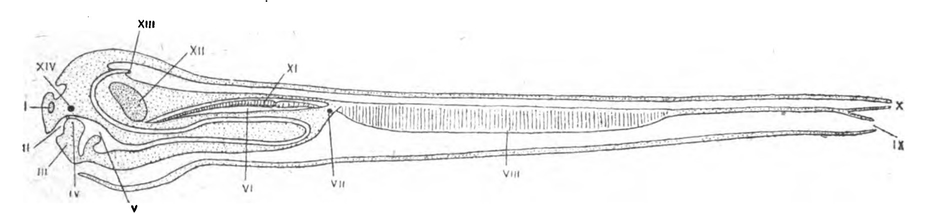


Fig. 115. — *Teredo*, coupe sagittale médiane; en partie d'après GROBBEN. I, rudiment d'adducteur antérieur; II, bouche; III, pied; IV, ganglion pédieux; V, estomac; VI, péricarde; VII, ganglion viscéral; VIII, branchie; IX, orifice du siphon branchial; X, ouverture du siphon anal; XI, cœur; XII, adducteur postérieur; XIII, anus; XIV, ganglion cérébral.

Sous-ordre : **Anatinacea.**

Animaux hermaphrodites; ovaires et testicules à orifices séparés (fig. 101); lame branchiale externe dirigée dorsalement et dépourvue de feuillet réfléchi (fig. 96, J; 101, X).

Famille PANDORIDÆ.

Pied linguiforme, sans byssus; siphons très courts.

Pandora, Bruguière : *P. inæquivalvis*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Myochama*, Stutchbury.

Famille LYONSIIDÆ.

Pied cylindrique, byssifère; siphons courts.

Lyonsia, Turton : *L. norvegica*, Chemnitz; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Lyonsiella*, Sars.

Famille ANATINIDÆ.

Pied grêle, sans byssus; siphons longs; un quatrième orifice palléal.

Thracia, Blainville. Siphons séparés; orifice pédieux allongé : *T. papyracea*, Poli (fig. 101); Océan Atlantique et Méditerranée. — *Pholadomya*, Sowerby. Siphons réunis; orifice pédieux court.

Famille CLAVAGELLIDÆ.

Pied très rudimentaire, sans byssus; siphons longs, réunis; valves continuées par un tube calcaire que sécrètent les siphons.

Clavagella, Lamarck. Deux muscles adducteurs : *C. balanorum*, Scacchi ; Méditerranée. — *Aspergillum*, Lamarck. Pas d'adducteur postérieur : *A. javanus*, Bruguière ; Océan Pacifique.

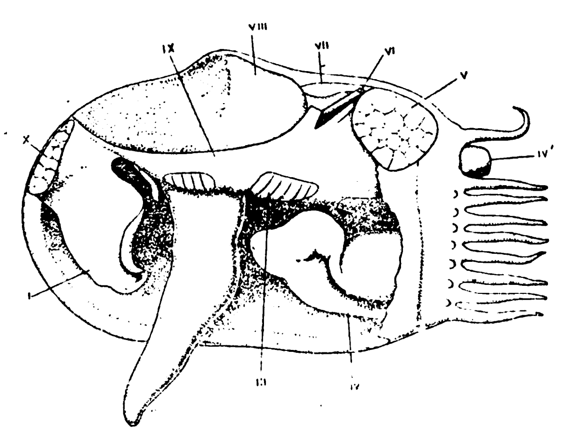


Fig 116. — *Poromya granulata*, vu du côté gauche, grossi. I, palpe antérieur ; II, pied ; III, lamelles sur le septum branchial ; IV, valvule de l'orifice branchial ; IV', siphon anal ; V, adducteur postérieur ; VI, rétracteur postérieur du pied ; VII, cœur ; VIII, ovaire ; IX, septum branchial ; X, adducteur antérieur.

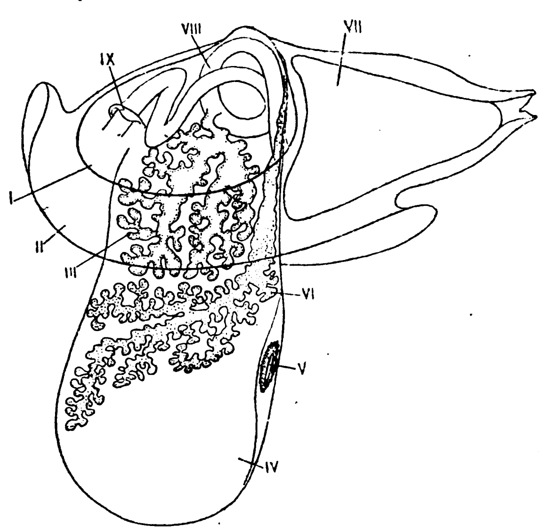


Fig. 117. — *Entoralva*, vu du côté gauche, grossi ; d'après Voeltzkow. I, coquille ; II, manteau ; III, foie ; IV, pied ; V, pore : VI, glande hermaphrodite ; VII, partie postérieure, incubatrice, du manteau ; VIII, intestin ; IX, ganglion cérébral.

5e ordre : Septibranchia.

Dans ces Lamellibranches, il y a trois sutures palléales, deux siphons plus ou moins allongés et deux adducteurs. Les branchies sont transformées en un septum musculaire (fig. 97, I), s'étendant de l'adducteur antérieur à la séparation des deux siphons et entourant le pied avec lequel il est continu (fig. 116, IX). Ce septum présente des orifices symétriques.

Famille Poromyidæ.

Siphons courts : pied allongé ; plusieurs groupes de lamelles séparées par des orifices, sur chaque moitié du septum (fig. 116) ; palpes bien développés ; hermaphrodites.

Poromya, Forbes : *P. granulata*, Nyst (fig. 116) ; Méditerranée. — *Silenia*, Smith.

Famille Cuspidariidæ.

Siphons allongés, réunis; pied réduit; palpes rudimentaires ou nuls; septum branchial percé d'orifices isolés, symétriques (fig. 97, V); sexes séparés.

Cuspidaria, Nardo : *C. cuspidata*, Olivi; Océan Atlantique et Méditerranée.

Le genre parasite *Entovalva*, Voeltzkow, n'est pas assez connu pour que ses affinités soient déterminées parmi les Lamellibranches. Le manteau a un orifice postérieur; le pied est gros, avec un orifice en forme de ventouse sur la face postérieure. Les sexes sont réunis (glande hermaphrodite). Vit dans l'œsophage d'une Holothurie de Madagascar (fig. 117).



Fig. 118. — *Scrobicularia* enfoui dans la vase, vu du côté droit d'après Meyer et Möbius. I, siphon branchial; II, siphon anal.

IV. — Bibliographie.

Deshayes, Histoire naturelle des Mollusques (Exploration de l'Algérie), 1844-1848. — Pelseneer, Contribution à l'étude des Lamellibranches (*Arch. d. Biol.*, t. XI, 1891). — Rawitz, Der Mantelrand der Acephalen (*Jen. Zeitschr.*, Bd. XXII, XXIV, 1888-1890). — Carrière, Die Drüsen im Fusse der Lamellibranchiaten (*Arb. Z. Z. Inst. Würzburg*, Bd. V. 1879). — Cattie, Les Lamellibranches recueillis dans les courses du Willem Barents (*Bijdr. tot d. Dierk.* 1884). — Barrois, Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches, Lille, 1885. — Fleischmann, Die Bewegung des Fusses der Lamellibranchiaten (*Zeitschr. f. wiss Zool.*, Bd. XLII, 1885). — Duvernoy, Mémoires sur le système nerveux des Mollusques Acéphales (*Mém. Acad. Sci. Paris*, t. XXIV, 1853). — Rawitz, Das Zentrale Nervensystem der Acephalen (*Jen. Zeitschr.*, Bd. XX, 1887). — Barrois, Le stylet cristallin des Lamellibranches (*Rev. biol. Nord France*, 1re année, 1890.) — Menegaux, Recherches sur la circulation chez les Lamellibranches marins, Besançon, 1890. — Peck, the minute Structure of the Gills of Lamellibranch Mollusca (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, vol. XVII, 1877). — Mitsukuri, On the structure and significance of some aberrant forms of Lamellibranchiate Gills

(*Quart. Journ. Micr. Sci.*, vol. XXI, 1881). — LACAZE-DUTHIERS, Mémoire sur l'organe de Bojanus des Acéphales Lamellibranches [*Ann. d. Sci. nat.* (*Zool.*), sér. 4, t. IV, 1855]. — LETELLIER, Étude sur la fonction urinaire chez les Mollusques Acéphales (*Arch. de Zool. Expér.*, sér. 2, t. V bis suppl., 1887). — RANKIN, Ueber das Bojanussche Organ der Teichmuschel, *Jen. Zeitschr.*, Bd. XXIV, 1890). — GROBBEN, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten (*Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. VII, 1888). — LACAZE-DUTHIERS. Recherches sur les organes génitaux des Acéphales Lamellibranches [*Ann. d. Sci. Nat.* (*Zool.*), sér. 4, t. II, 1854]. — HOECK, Les organes de la génération de l'huître (*Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen.*, Suppl., Deel. I, 1884). — SABATIER, Anatomie de la moule commune [*Ann. d. Sci. nat.* (*Zool*), sér. 6, t. V, 1877]. — PURDIE, The Anatomy of the common Mussels, Wellington, 1887. — VAILLANT, Recherches sur la famille des Tridacnidés [*Ann. d.Sci. nat.* (*Zool.*), sér. 5, t. IV, 1865]. — EGGER, Jouannetia Cumingii (*Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg*, Bd. VIII, 1887). — DE LACAZE-DUTHIERS, Morphologie des Acéphales (*Arch. de Zool. Expér.*, sér. 2, t. I, 1883). — PELSENEER, Report on the Anatomy of the Deep Sea Mollusca (*Zool. Challenger Expedit.* part. LXXIV. 1888). — LOVEN, Bidrag till Kännedomen om Utvecklingen af Mollusca Acephala Lamellibranchiata (*K. Vet. Akad. Handl.*, 1848). — HORST, Embryogénie de l'huître (*Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen.*, suppl., Deel I, 1884). — ZIEGLER, Die Entwicklung von Cyclas cornea (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLI, 1885). — SCHIERHOLZ. Ueber Entwickelung der Unioniden [*Denkschr. d. K. Akad. Wiss. Wien* (*Mat. Naturw. Classe*), Bd. L, V., 1888]. — WILSON, On the Development of the Common Mussel (5th *Ann. Rep. Fish Board of Scotland*, 1887).

Classe 5 : CEPHALOPODA, Cuvier.

Mollusques symétriques, dont les bords du pied entourent entièrement la tête, sous forme d'appendices péribuccaux et dont l'epipodium forme en arrière de la tête deux lobes libres ou soudés, constituant un entonnoir par lequel sort l'eau de la cavité palléale. — Type : le Poulpe ou « Pieuvre ».

I. — MORPHOLOGIE.

1. Conformation extérieure et téguments. — Par suite du déplacement du pied, dont les bords latéraux entourent la tête et viennent se rejoindre en avant de la bouche, la face ventrale est très raccourcie (fig. 119) et la longueur très réduite; il s'ensuit que les deux extrémités du tube digestif sont très rapprochées et que la cavité palléale s'ouvre immédiatement en arrière de la tête.

1° La *tête* s'est fort développée, mais ne présente guère d'autres appendices que ceux formés par le pied qui l'embrasse. Certains OEgopsides (*Taonius Suhmi* et les embryons d'une forme voisine :

« embryon de Grenacher »), présentent seuls des yeux pédonculés. Chez *Nautilus*, ces organes (fig. 142) sont aussi un peu saillants, et il y a, en outre, deux tentacules céphaliques de chaque côté, un en avant, un en arrière de l'œil.

2° Le *pied* forme autour de la bouche une couronne d'appendices peu découpée dans *Nautilus*, beaucoup plus dans les Dibranches, où ces organes constituent quatre ou cinq paires symétriques, généralement assez allongées. Les lobes pédieux péribuccaux de *Nautilus* portent de nombreux tentacules rétractiles dans les gaînes (fig. 142); les appendices (bras) des Dibranches portent à leur face ventrale des ventouses (fig. 143). Ces bras sont au nombre de huit, de conformation analogue, dans les Octopodes (où ils sont les plus longs) et les Décapodes; mais ces derniers en possèdent encore deux autres, postérieurement (bras tentaculaires), plus longs et plus grêles, ne portant généralement de ventouses que vers leur extrémité libre; en outre, ces bras tentaculaires sont rétractiles plus ou moins complètement (entièrement : *Sepia*, *Sepiola*, *Rossia ;* en partie : *Loligo;* très peu : la plupart des OEgopsides) dans des poches spéciales.

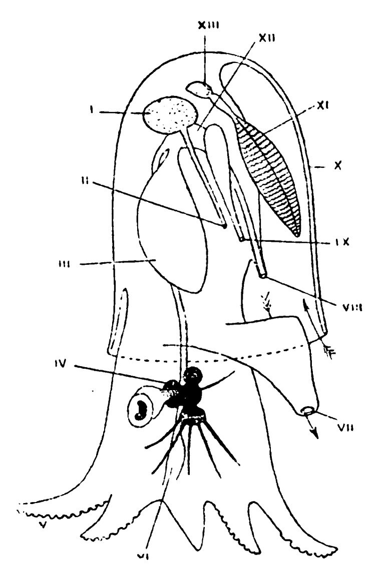


Fig. 119. — Schéma de l'organisation d'un Céphalopode, dans sa position morphologique, vu du côté gauche. I, glande génitale; II, orifice génital; III, foie; IV, centres nerveux et œil; V, bras; VI, bulbe buccal; VII, entonnoir; VIII, anus; IX, orifice rénal; X, manteau; XI, branchie; XII, estomac; XIII, cœur.

Plusieurs des huit bras proprement dits, ou même tous, peuvent être réunis par une membrane interbrachiale : *Tremoctopus* (les quatre dorsaux), *Histioteuthis* (les six dorsaux) et surtout *Alloposus* et *Cirroteuthis* (fig. 145), où les huit bras sont réunis sur toute leur longueur par cette membrane. D'autre part, les deux bras dorsaux d'*Argonauta* sont élargis en forme de voile (fig. 146) pouvant s'appliquer contre le manteau et y produire une coquille protectrice. Enfin, dans beaucoup de cas, un bras du mâle est modifié pour servir d'organe d'accouplement, parfois détachable (hectocotyle;

voir plus loin). On observe une réduction notable des bras, dorsaux particulièrement, dans certains *Cranchiidæ* et *Chiroteuthidæ*, et surtout des bras tentaculaires, dans divers OEgopsides. où il n'en reste que des moignons presque nuls : *Leachia*, *Chaunoteuthis*, *Veranya* (adulte, les jeunes ont encore de petits bras tentaculaires).

Les ventouses sont pédonculées dans les Décapodes (à pédoncule axial ou latéral), et sessiles chez les Octopodes (fig. 120); elles sont groupées le long de la face buccale des bras en série généralement double, simple chez *Eledone*, *Cirroteuthis* (fig. 145), parfois sur plus de deux rangs (*Sepia*, *Spirula*, *Gonatus*, *Dosidicus*, *Tritaxeopus*, *Ctenopteryx* [les trois paires dorsales]). Chaque ventouse est constituée par une surface d'application annulaire, au milieu de laquelle est une cavité centrale dont la capacité peut augmenter par la rétraction de son fond. Celui-ci est pourvu de fibres musculaires perpendiculaires (fig. 120, I), dont la contraction produit la succion sur la proie ou sur tout autre objet. Des fibres rayonnantes (fig. 120, II) augmentent par leur action l'adhérence de la surface annulaire, qui est surtout assurée par les propres rugosités cuticulaires de cette dernière : simples petites saillies chez les Octopodes, anneau « corné » complet, pourvu de denticules très saillants, chez les Décapodes. Dans certains de ces derniers, une dent de l'anneau est devenue prépondérante et très grande : la ventouse est ainsi transformée en un organe à crochet (exemple : *Onychoteuthis*, où il y a encore des ventouses véritables; *Veranya*, où les ventouses ne sont plus que la base des crochets, sur les bras de l'adulte). Chez *Cirroteuthis*, il y a sur chaque bras, outre la rangée de ventouses, des filaments tentaculaires alternant, de chaque côté, avec les ventouses (fig. 145).

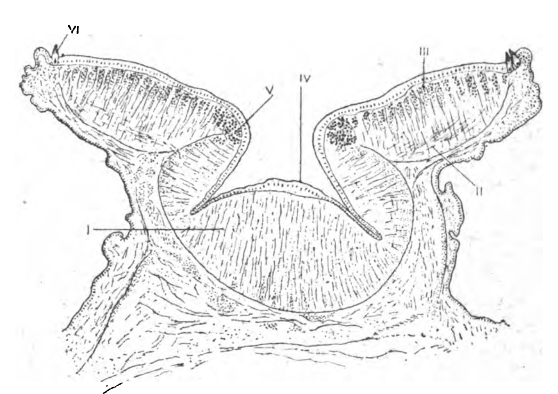


Fig. 120. — Coupe axiale d'une ventouse de *Argonauta*, grossie; d'après NIEMIEC. I, fibres musculaires rétractrices du fond; II, fibres musculaires rayonnantes; III, fibres musculaires circulaires; IV, fond de la cavité de la ventouse; V, sphincter; VI, denticule du bord.

L'*entonnoir* est un épipodium très spécialisé dont on peut bien reconnaître la nature dans les embryons (fig. 121, IV), où l'on voit cet organe situé latéralement et postérieurement, entre le manteau et le pied. Originairement, il est formé de deux lobes latéraux symétriques, se recouvrant (*Nautilus*, fig. 142, XII); puis, ces lobes se soudent par leurs bords, dans les Dibranches, où ils constitue un tube complet, faisant saillie hors de l'ouverture palléale (fig. 119, 138, 141, 145, 146) et par lequel sont rejetés l'eau, les excréments, le produit de la poche à encre, etc. Il est souvent pourvu intérieurement (sur sa face antérieure « dorsale ») d'une valvule plus ou moins grande : Nautile, la plupart des Décapodes; nulle dans *Leachia* (OEgopside) et les Octopodes. En outre, la paroi intérieure de l'entonnoir présente encore, dans les Céphalopodes, une saillie épithéliale de forme variable, constituant une glande muqueuse (organe de Müller).

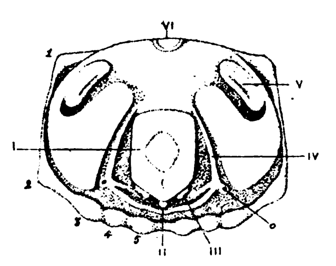


Fig. 121. — Jeune embryon de *Sepia*, sur son vitellus, vu dorsalement, × 10 environ; d'après Vialleton. I, manteau; II, anus; III, branchie; IV, épipodium (entonnoir); V, œil; VI, bouche; 1, 2, 3, 4, 5, saillies des bords du pied, ou bras; *o*, otocyste.

Il existe de chaque côté, des faisceaux musculaires puissants, prenant origine sur la masse céphalo-pédieuse et sur les bords de l'entonnoir, se réunissant et s'insérant symétriquement sur les côtés de la coquille, intérieurement chez *Nautilus*; extérieurement chez les Dibranches (sur les bords de la dernière loge, dans *Spirula*). D'autres faisceaux musculaires différenciés se présentent encore et sont surtout dus à la spécialisation de l'entonnoir.

3° Le *manteau* constitue un sac en forme de cloche, dont le bord est libre (fig. 119) sur tout son pourtour chez les Décapodes, sauf chez *Sepiola* où il est soudé antérieurement à la tête, sur la ligne médiane; dans les Octopodes, il est également soudé à la tête, antérieurement et latéralement, de sorte que l'ouverture palléale y est très réduite (surtout chez *Cirroteuthis*, fig. 145). Dans les Décapodes, afin de mieux faire adhérer le manteau à l'entonnoir pendant l'expulsion (par ce dernier) de l'eau respiratoire, les bords libres du manteau portent de chaque côté une saillie cartilagineuse qui s'engage dans un creux correspondant de l'entonnoir : appareil de résistance. Chez certains OEgopsides (*Cranchia*, *Leachia*) et chez les Octopodes, cet appareil

est très peu développé, ou nul (n'étant plus nécessaire : *Cirroteuthis*).

La cavité palléale, ouverte en arrière de la tête (fig. 119) s'étend jusqu'au sommet du dos et renferme les branchies, les orifices anal, rénaux et génitaux (fig. 119, 142). Dans certaines formes, elle est divisée longitudinalement par une jonction musculaire, de part et d'autre de l'anus, entre le manteau et la masse viscérale (*Sepiola*, Octopodes). Le manteau est un organe très musculaire, qui joue, par ses contractions, un double rôle : dans la respiration, en aspirant et chassant alternativement et régulièrement l'eau (qui pénètre dans la cavité palléale entre l'entonnoir fermé et le bord du manteau); et dans la locomotion, en expulsant violemment cette eau par l'entonnoir, ce qui produit un brusque mouvement de recul en sens opposé. Le nombre des mouvements respiratoires du manteau est variable et généralement plus grand dans les Décapodes que chez les Octopodes,

Le manteau n'est recouvert par une coquille que chez les Tétrabranches (*Nautilus*), où un petit lobe dorsal antérieur s'étend cependant déjà sur elle; sur la paroi intérieure de cette coquille s'insèrent latéralement et symétriquement les muscles rétracteurs de la tête et du pied. Partout ailleurs, il recouvre la coquille (au moins partiellement : *Spirula*, fig. 144), qui est alors intérieure, souvent rudimentaire (généralité des Décapodes) ou nulle (généralité des Octopodes).

La coquille enroulée de *Nautilus* est pourvue de cloisons intérieures perpendiculaires à l'axe d'enroulement : la dernière des loges ainsi formées est seule occupée par l'animal. Cependant celui-ci s'étend jusqu'à la partie initiale de la coquille, par un tube calcaire (siphon), traversant toutes les cloisons et renfermant un prolongement des téguments palléaux; les loges traversées par le siphon sont remplies de gaz et constituent un appareil hydrostatique. Cette coquille multiloculaire externe, droite chez divers *Nautilidæ* paléozoïques (exemple : *Orthoceras*), s'est enroulée en sens inverse (endogastrique) dans *Spirula* où elle est déjà en grande partie interne (fig. 144). Elle est devenue (enroulée ou droite) intérieure (phragmocône, fig. 122, I) dans certains Céphalopodes dibranches (*Belemnitidæ*, *Spirulirostra*) et y a été entourée d'une secrétion calcaire du manteau (non homologue à la coquille des Mollusques), sous forme d'un rostre pointu opposé à la tête (fig. 122) et d'une lame céphalique ou « garde » au côté antérieur (dorsal), de sorte qu'il y a dans la coquille de ces Céphalopodes, quelque chose de plus que dans celle des autres Mollusques.

Chez les autres Dibranches Décapodes, cette coquille intérieure a vu son phragmocône se rudimenter beaucoup, ainsi que son rostre (*Sepia*, où la coquille est stratifiée et alvéolaire), et est essentiellement constituée par la garde antéro-dorsale, où s'insèrent les muscles rétracteurs de la masse céphalo-pédieuse : la calcification de cette garde ne se fait plus et la coquille reste à l'état de « plume » ou « gladius » chitineux, dans les OEgopsides, dans *Loligo* et *Sepiola* (où cette coquille est très réduite, n'occupant que la moitié antérieure du corps). Dans *Idiosepius*, la coquille est presque nulle ; elle manque entièrement chez certains *Sepiolidæ* et formes voisines (*Stoloteuthis*, *Inioteuthis*, *Sepioloidea* et *Sepiadarium*). — Chez les Octopodes, il n'y a plus, à proprement parler, de coquille interne. *Cirroteuthis* possède encore une petite pièce médiane, et *Octopus*, deux petits stylets latéraux servant à l'insertion des muscles rétracteurs de la tête et de l'entonnoir.

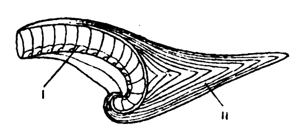


Fig. 122. — Coupe sagittale de *Spirulirostra*, d'après d'Orbigny. I, phragmocône ; II, rostre.

La femelle de *Argonauta* porte une coquille externe secondaire, entourant le manteau et formée (après l'éclosion seulement) par l'extrémité palmée des deux bras dorsaux [1].

Dans la plupart des Céphalopodes à coquille intérieure (Décapodes, et *Cirroteuthis* parmi les Octopodes), des expansions latérales symétriques du manteau constituent des nageoires de forme et de situation variées. Ces organes naissent à l'extrémité postérieure du manteau, sous forme de deux saillies triangulaires ou arrondies ; elles y restent, dans la majorité des OEgopsides (exemple : *Ommatostrephes*, fig. 143), *Loligo*, etc., et se divisent en filaments dans *Ctenopteryx* (fig. 123). Dans *Sepioteuthis*, elles s'étendent sur toute la longueur du manteau, ainsi que chez *Sepia*, où

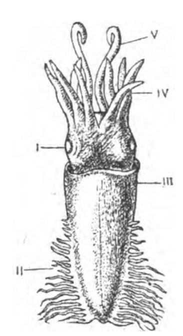


Fig. 123. — *Ctenopteryx fimbriatus*, vu dorsalement, × 2 ; d'après Appellöff. I, œil ; II, nageoire ; III, manteau ; IV, bras ; V, bras tentaculaires.

(1) Dans le cours du développement, *Argonauta* présente une invagination préconchylienne, qui s'évanouit plus tard. Si, donc *Argonauta* est forcé de se faire une coquille par un autre moyen, c'est que la coquille palléale, une fois perdue, ne peut plus réapparaître : preuve de l'*irréversibilité de l'évolution*, formulée par Dollo (Cours donné à l'Institut Solvay, 4e leçon, p. 2, Bruxelles, 1890).

Extrait des Mémoires de la Société Royale Malacologique de Belgique

TOME XXVII (1892)

INTRODUCTION

A

L'ÉTUDE DES MOLLUSQUES

PAR

Paul PELSENEER

DOCTEUR AGRÉGÉ A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BRUXELLES
PROFESSEUR A L'ÉCOLE NORMALE DE GAND
MEMBRE DE LA SOCIÉTÉ ROYALE MALACOLOGIQUE DE BELGIQUE

BRUXELLES
Henri LAMERTIN, libraire-éditeur
20, RUE MARCHÉ-AU-BOIS, 20

1894

BRUXELLES
P. WEISSENBRUCH, IMP. DU ROI
45, RUE DU POINÇON

INTRODUCTION

A

L'ÉTUDE DES MOLLUSQUES

AVANT-PROPOS

Les ouvrages de zoologie élémentaire sont nécessairement en retard sur l'état d'avancement de la science, par suite de l'impossibilité qu'il y a pour un seul homme de synthétiser nos connaissances sur l'organisation, le développement, l'éthologie et la systématique de *tous* les animaux.

En attendant que ce but puisse être mieux rempli par un traité dû à la collaboration d'un nombre suffisant de spécialistes, ceux qui désirent aborder l'étude d'un groupe déterminé peuvent parfois trouver un résumé assez *récent* (comme, par exemple, *Les Insectes*, par Graber; *Les Poissons*, par Günther; etc.). Mais pour ce qui concerne les Mollusques, il n'en est pas ainsi : il ne peut, en effet, entrer dans l'esprit de personne de considérer l'étude des coquilles comme la zoologie de ce groupe. Il y a donc opportunité à coordonner les observations des malacologues, jusqu'aux plus récentes, et à en présenter un tableau sommaire ne dépassant pas l'étendue d'un ouvrage élémentaire.

D'un autre côté, pour la généralité des zoologistes, l'embranchement des Mollusques ne se compose que d'un certain nombre de

types (tels que *Sepia*, *Patella*, *Buccinum*, *Aplysia*, *Helix*, *Dentalium*, *Ostrea*, *Mytilus*, etc.), dont l'organisation a été ou est encore tous les jours l'objet d'observations assidues. Mais la plupart des autres genres, étant des créations de conchyliologistes, demeurent étrangers aux zoologistes, parce que leur conformation reste ignorée. Il en résulte que, dans son ensemble, l'embranchement est méconnu.

En attendant qu'il soit étudié *zoologiquement*, et non conchyliologiquement, en entier, suivant un plan méthodique, comme la plupart des autres divisions du règne animal, il y a donc lieu aussi de discerner, dans l'amoncellement des genres de Mollusques (dont un si grand nombre n'ont pas une valeur générique) ceux que l'on peut présenter aux zoologistes comme les *principales* formes d'organisation différente qui existent dans le groupe.

Telles sont les raisons de l'apparition du présent travail et les tendances suivies dans sa partie systématique ; les exemples indiqués dans cette dernière ont été pris, chaque fois qu'il a été possible, dans la faune de l'Europe occidentale.

Pour chaque classe (et sous-classe, s'il y a lieu) seront exposés successivement la morphologie (des différents systèmes d'organes, de façon à en montrer autant que possible l'évolution phylogénétique), le développement et l'éthologie (ou principales particularités des conditions d'existence), puis la systématique et la bibliographie, restreinte aux principales productions parues jusqu'au commencement de 1892.

Les figures qui accompagnent le présent travail ont été choisies parmi celles, y compris les plus récentes, qui convenaient le mieux (la plupart non encore reproduites) ; un certain nombre en sont même entièrement inédites. Afin qu'elles soient comparables entre elles, elles ont été, autant que possible, orientées d'une façon uniforme : sauf indication contraire, les vues latérales et les coupes sagittales sont représentées du côté gauche, le dos en haut ; les vues antérieures et les coupes transversales, le dos en haut, et les vues ventrales ou dorsales, la tête en haut.

MOLLUSCA, Cuvier, 1798.

Synonymie : *Malacozoa*, Blainville; *Palliata*, Latreille; *Heterogangliata*, Owen; *Otocardes*, Hæckel; *Saccata*, Hyatt.

Le terme « Mollusques » doit être exclusivement réservé pour les cinq groupes d'animaux dont on peut prendre respectivement comme types le Chiton, l'Escargot, le Dentale, la Moule et le Poulpe. Quoique l'aspect extérieur puisse varier excessivement dans certaines formes aberrantes, l'organisation intérieure garde, pour ses traits principaux, une assez grande uniformité.

I. — Morphologie.

1. Téguments et conformation extérieure. — La surface du corps des Mollusques est formée par un épithélium fréquemment cilié, dans lequel existent, en nombre considérable, des cellules glandulaires : celles-ci produisent la mucosité, habituellement si abondante, qui rend souples et visqueux les téguments de ces animaux. Dans certains cas, il y a des cellules dont la substance est phosphorescente (exemple : chez *Phyllirhoe*, *Plocamopherus*, *Pholas*, etc.). L'épithélium renferme en outre de nombreuses terminaisons de la sensibilité générale.

En dessous de l'épithélium se trouve le tissu conjonctif, d'origine mésodermique, atteignant un très grand développement dans tout l'embranchement. Il peut se présenter sous des formes très diverses : cellules « plasmatiques » ou vésiculeuses, qui parfois produisent et contiennent des concrétions calcaires et même de véritables spicules sous-épithéliaux (Pleurobranchiens et divers Nudibranches); cellules étoilées; cellules fibrillaires. Ce tissu renferme très fréquemment des espaces sanguins dont l'extension cause la turgescence de diverses parties des téguments. Dans certains cas, il est condensé et constitue des parties solides de soutien, par exemple : le « squelette » des filaments branchiaux (fig. 98); la « coquille » sous-épithéliale des *Cymbuliidæ* (fig. 70) ; les diverses pièces cartilagineuses des Céphalopodes (fig. 126), etc.

Sous et dans le tissu conjonctif sous-cutané, sont des fibres muscu-

laires formant des couches de faisceaux rectilignes et annulaires, parmi lesquelles on ne peut distinguer qu'un petit nombre de masses bien définies. Ces fibres musculaires sont généralement lisses; dans divers cas, des granulations qui y sont disposées en rangées transversales perpendiculaires au grand axe de la fibre, lui donnent une apparence de fausse striation : dans la masse buccale (divers Gastropodes), le cœur, les muscles adducteurs (divers Lamellibranches), le septum branchial (*Cuspidaria*), le columellaire des larves de certains Nudibranches; une striation plus nette existe dans des muscles à contraction encore plus rapide, comme dans une partie de l'adducteur de *Pecten* (fig. 110, X), mais sans y être pareille à la striation régulière des fibres musculaires des Arthropodes et des Vertébrés.

L'ensemble de la couche tégumentaire ainsi formée d'épithélium, de tissu conjonctif et de muscles, atteint souvent une épaisseur considérable et est excessivement polymorphe quant à son aspect extérieur; elle donne naissance à des saillies de diverse nature : appendices, expansions, etc.; en outre, ces différentes saillies sont susceptibles de concrescence entre elles ou avec d'autres parties du corps (bords du manteau; bords et lobes du pied; branchies, etc.). De là provient qu'avec un plan d'organisation assez uniforme, la configuration du corps des mollusques présente une telle diversité. Enfin, certaines parties des téguments sont susceptibles de se détacher spontanément du corps, par la volonté de l'animal (« autotomie », le plus souvent défensive) : parties du pied ou de ses appendices; siphons de quelques Lamellibranches; papilles dorsales et autres parties des téguments dorsaux de certains Nudibranches; tentacules céphaliques des Scaphopodes, etc.). Ces parties se régénèrent, tout comme, d'ailleurs, les parties tégumentaires enlevées accidentellement (tentacules céphaliques, nageoires, bras des Céphalopodes), avec les organes, souvent très différenciés qu'elles portent : œil, ven-

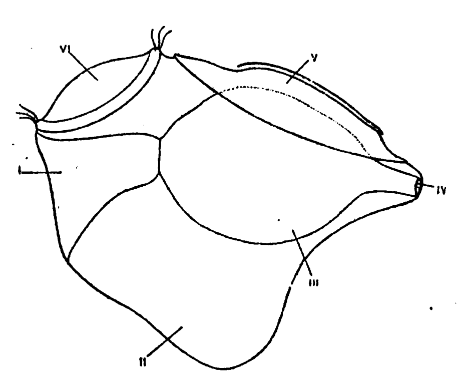


Fig. 1. — Embryon de *Paludina*, vu du côté gauche, grossi, d'après Bütschli. I, bouche; II, pied; III, estomac; IV, anus; V, manteau et coquille; VI, aire vélaire ou plaque apicale entourée de sa couronne ciliée.

touses, etc. Le plus remarquable exemple d'autotomie physiologique et régulière est l'hectocotyle des *Philonexidæ* (voir Céphalopodes).

La surface tégumentaire du corps se divise en trois régions :

1° La plus antérieure, portant l'ouverture buccale et la plupart des organes de la sensibilité spéciale (voir plus loin : 2, 4°) avec des appendices de nature variable, constitue la *tête* (VI, fig, 1);

2° A la partie ventrale, une saillie tégumentaire très développée, mais de forme variable, constitue l'organe locomoteur ou *pied* (II, fig. 1).

3° Enfin, sur la face dorsale, il y a une expansion tégumentaire, recouvrant une partie plus ou moins grande du corps, et dont la cuticule calcifiée forme une coquille protectrice (de conformation différente suivant le groupe) : c'est le *manteau* ou enveloppe palléale (V, fig. 1); des cellules des téguments palléaux peuvent secréter des spicules calcaires qui y restent attachés (Amphineures) [(dans quelques rares cas, les téguments pédieux donnent aussi naissance à une « coquille » calcifiée, qui y reste attachée (*Hipponyx*) ou non (*Argonauta*)].

La tête et le pied sont rattachés à la coquille par des faisceaux musculaires pairs et symétriques dans les Placophores, Scaphopodes, Lamellibranches (rétracteurs du pied), Céphalopodes (rétracteur de la tête et de l'entonnoir); chez les Gastropodes, il n'y a qu'un muscle impair (columellaire). Les fibres de ces muscles s'attachent à l'épithélium sous-coquillier.

2. Système nerveux et organes des sens. — Le système nerveux constitue un appareil des plus importants dans la morphologie, en ce sens qu'il est le dernier qui soit influencé par les modifications de l'organisme. Il se compose essentiellement de trois parties : les centres sensoriels, les centres tégumentaires ou moteurs et les centres viscéraux.

1° *Centres sensoriels.* — Ils sont situés au dos de l'œsophage, où ils constituent une paire de ganglions innervant la région céphalique et, d'une façon générale, les organes de la sensibilité spéciale : ce sont les *ganglions cérébraux* (II, fig. 2).

2° *Centres tégumentaires.* — Reliés chacun au cérébral correspondant, ils constituent une paire infra-œsophagienne antérieure et innervent les téguments : ce sont les *ganglions pédieux ;* par suite de la différenciation de la partie dorsale des téguments en « manteau »,



une partie de ces centres se spécialise pour l'innerver, s'écartant plus ou moins des centres pédieux, sur les côtés de l'œsophage et restant aussi reliés aux cérébraux : ce sont les *ganglions pleuraux* (XII, fig. 2). Les ganglions pédieux (VIII) n'ont plus alors qu'à innerver le pied et constituent les centres *moteurs*.

Fig. 2. — Système nerveux de *Patella*, vu dorsalement, grossi (1). I, nerf tentaculaire; II, ganglion cérébral; III, connectif cérébro-pédieux; IV, connectif cérébro-pleural; V, otocyste; VI, osphradium; VII, nerf palléal; VIII, tête du ganglion (cordon) pédieux; IX, ganglion supra-intestinal; X, cordon pédieux (la partie postérieure n'en est pas représentée); XI, ganglion abdominal; XII, ganglion pleural; XIII, nerf otocystique; XIV, ganglion stomato-gastrique; XV, nerf optique; XVI, commissure labiale; XVII, commissure cérébrale.

3° *Centres viscéraux*. — Ils comprennent deux colliers entourant le tube digestif, et naissant, l'antérieur, des ganglions cérébraux au voisinage des connectifs (et parfois, en apparence d'une paire de ces connectifs : *Testacella*), la postérieure, des ganglions pleuraux. Ces deux colliers sont généralement anastomosés entre eux (Céphalopodes, fig. 129, Gastropodes).

A. — Le *collier antérieur* porte en son milieu deux ganglions (XIV, fig. 2), ordinairement voisins du bulbe buccal qu'ils innervent partiellement, ainsi que tout l'œsophage et l'estomac; sur ce dernier, il donne dans certains cas des ganglions « stomacaux » (Céphalopodes, fig. 129, certains Tectibranches et Nudibranches, etc.) : ce collier est le *stomato-gastrique*.

(1) Les figures sans indication de source sont originales ou extraites des travaux de l'auteur.

B. — Le *collier postérieur* est la *commissure viscérale* proprement dite, plus ou moins longue, sur laquelle se trouve un nombre variable de ganglions (IX, XI, fig. 2) innervant les autres viscères : les systèmes circulatoire, excréteur et reproducteur.

On peut donc considérer les centres 1° et 2° comme étant essentiellement les centres des organes ectodermiques; les centres 3° *A*, comme ceux des organes endodermiques et 3° *B*, des organes mésodermiques.

Les centres nerveux sont constitués d'une partie superficielle formée de cellules nerveuses, et d'une partie centrale fibreuse, constituée par les prolongements des cellules; cette partie centrale est le véritable noyau du ganglion et donne naissance aux fibres des nerfs.

4° *Organes des sens.* — *A.* La *sensibilité générale* a son siège sur toute la surface libre de l'enveloppe du corps ou en continuité avec elle (y compris la face interne du manteau — et surtout ses régions glandulaires — et toutes les invaginations de l'ectoderme : les glandes pédieuses, la portion terminale de l'intestin rectal et des reins, etc.). Parmi les cellules épithéliales, il y a sur ces surfaces, des éléments sensoriels : cellules neuro-épithéliales ou terminaisons nerveuses, traversant parfois une partie de la coquille (æsthetes des Chitons, fig. 14, VIII). Ces éléments sont plus particulièrement nombreux sur les parties les plus exposées : tentacules céphaliques des Gastropodes, épipodiaux des Rhipidoglosses, palléaux des Lamellibranches, etc., jouant alors plus spécialement le rôle d'organes tactiles.

B. Goût. — Dans la cavité buccale de diverses formes, ou même autour de la bouche, on a constaté l'existence de terminaisons spéciales gustatives : boutons ou corps cyathiformes.

C. Organes olfactifs ou de fonction analogue. — Il en existe plusieurs, morphologiquement distincts : les rhinophores, céphaliques, et les osphradies, palléaux.

a) Les *rhinophores* sont situés sur la tête, généralement sur un appendice plus ou moins saillant (tentacule) (fig. 68), ou dans certains cas constituent une fossette (exemple Céphalopodes, fig. 141). Le nerf de chaque rhinophore provient du ganglion cérébral et est parfois partiellement commun avec le nerf optique.

b) Les *osphradies* sont placés vers l'entrée de la cavité palléale (fig. 64), sur le trajet du nerf branchial (parfois, par spécialisation, sur un ganglion séparé) ; chacun forme une saillie ou fossette épithé-

liale sensorielle (fig. 30). Cet organe sert à l'épreuve du fluide respiratoire. Dans les Lamellibranches, au moins, il a été constaté que cet appareil est innervé par le ganglion cérébral.

D. Otocystes. — Ce sont des invaginations des téguments du pied, encore ouvertes dans les *Nuculidæ* (fig. 91, X). Partout ailleurs elles sont fermées et contiennent des pierres auditives dans l'humeur secrétée par la paroi; sur celle-ci se trouvent des cellules sensorielles et ciliées. L'otocyste reçoit son nerf du ganglion cérébral, alors même qu'il est accolé au ganglion pédieux (fig. 68; 91; 128). Cet appareil manque à l'état adulte dans les formes fixées, sans organe de déplacement; il perçoit les ébranlements du milieu et la résistance qu'il exerce sur l'appareil locomoteur : il sert à l'orientation des mollusques rampeurs, et à la conservation de l'équilibre chez les nageurs.

E. Yeux. — Ils sont normalement céphaliques, au nombre d'une paire, symétriques, situés sur les tentacules ou à leur base; mais ils manquent dans les Amphineures, Scaphopodes et Lamellibranches adultes. Chez ceux-ci il se développe parfois alors des organes visuels sur le manteau : sur toute la surface, chez *Chiton* parmi les Amphineures; sur les bords, chez les *Arcidæ* et les *Pectinidæ*, parmi les Lamellibranches; un Gastropode, *Oncidium*, possède aussi, outre ses deux yeux céphaliques normaux, de nombreux yeux palléaux, sur toute la face dorsale.

a) Les *yeux céphaliques* sont des invaginations tégumentaires pigmentées, ouvertes, sans corps réfringent (*Patella, Nautilus*), avec cristallin (*Trochus* [fig. 31], etc.), fermées, à cornée, et à cristallin intérieur (la plupart des Gastropodes et des Céphalopodes, fig. 131).

b) Les *yeux palléaux* sont composés, sans cristallin intérieur (*Arcidæ*); simples, à cristallin intérieur et à rétine profonde (*Chiton*, fig. 16); simples, à cristallin intérieur et à rétine superficielle (*Pecten*, fig. 92); simples, à cristallin intérieur, à cellules rétiniennes renversées, à nerf optique traversant la rétine (*Oncidium*, fig. 32).

A part les Céphalopodes, et peut-être les Hétéropodes, la vision chez les Mollusques est assez bornée. Chez les formes anophthalmes, il existe néanmoins, comme dans les autres groupes, des perceptions lumineuses par les téguments.

3. **Système digestif.** — La cavité alimentaire a toujours deux orifices : bouche et anus, généralement situés aux deux extrémités

du corps. Mais l'anus peut cependant être ramené en avant par une torsion latérale ou ventrale. Ce système ne fait défaut que dans deux formes parasites intérieures (*Entoconcha*, fig. 63, et *Entocolax*, fig. 62). Le tube digestif est composé de trois parties : 1° l'intestin antérieur ou buccal (ectodermique), qui comprend le premier renflement principal ou cavité buccale, et l'œsophage ; 2° l'intestin moyen (endodermique), constitué par le second renflement principal, ou estomac ; 3° l'intestin proprement dit ou postérieur.

Le premier renflement (cavité buccale) manque dans la généralité des Lamellibranches ; l'œsophage peut présenter diverses formes de renflements accessoires (jabots, etc.).

La paroi intérieure du tube digestif porte, en différents endroits, des formations cuticulaires. Celles-ci sont particulièrement développées à la partie antérieure : autour de la bouche (collier préhensile des *Doris*) et surtout dans la cavité buccale, où il s'en trouve de deux ordres :

1° Les *mandibules*, antérieures : impaire et dorsale (*Patella*, *Succinea*, fig. 33 ; etc.) ; paires et latérales (la plupart des Gastropodes) ; paires, dorsale et ventrale (Céphalopodes, fig. 132) ;

2° La *radule* est caractéristique du groupe des Mollusques et ne manque guère que dans les Lamellibranches, quelques formes isolées de Gastropodes (voir ce groupe) et *Cirroteuthis*, parmi les Céphalopodes. Elle est formée d'un ruban composé de dents chitineuses disposées par rangées transversales, en nombre variable : dans les Placophores, 8 . 1 . 8 ; 2 . 1 . 2 chez les Scaphopodes ; 3 . 1 . 3 dans la généralité des Céphalopodes ; pour les Gastropodes, le nombre varie de l'un à l'autre sous-groupe. Le ruban radulaire sort d'un cœcum buccal postéro-inférieur, dans lequel il est sécrété (fig. 34 ; 68, VIII) et s'appuie sur des pièces paires, cartilagineuses, situées sur le plancher de la cavité buccale et dont la structure vésiculaire est différente de celle du cartilage ordinaire (des Céphalopodes, par exemple).

Le revêtement cuticulaire de l'estomac est surtout développé dans les Lamellibranches (fig. 93) et dans certains Gastropodes, où il est parfois différencié en plaques masticatrices (fig. 71).

Le premier renflement principal du tube digestif (cavité buccale) reçoit, chez les Amphineures, Gastropodes et Céphalopodes, la sécrétion de glandes dites salivaires ; dans le second (estomac), ou tout au commencement de l'intestin, est déversée celle d'une glande digestive importante et volumineuse, le « foie » (ce nom n'impliquant pas

l'identité physiologique avec le foie des Vertébrés), organe acineux, dont les cellules épithéliales, encore très semblables dans les Placophores, se différencient généralement ailleurs en cellules hépatiques proprement dites, cellules à ferment et cellules à calcaire. L'action de la sécrétion de cette glande rend assimilables les albuminoïdes qu'elle peptonise, les fécules qu'elle saccharifie et les graisses qu'elle saponifie.

4. **Système circulatoire.** — Il existe, chez les Mollusques, outre la cavité constituée par le tube digestif, deux autres cavités, tout à fait séparées l'une de l'autre :

1° Celle dite cœlomique, revêtue d'un épithélium continu (exemple : Placophores, Gastropodes, Lamellibranches, Céphalopodes) et communiquant librement avec le dehors ; elle est ordinairement réduite au péricarde (fig. 13, XIII) ;

2° Le reste de la cavité de segmentation ou blastocèle (fig. 10, I), rétréci entre les organes et continu avec des espaces situés dans le mésenchyme conjonctif des téguments : cette seconde cavité est *entièrement close;* elle est remplie par l'hæmolymphe ou liquide sanguin, et constitue l'appareil circulatoire. Celui-ci possède des parois propres, endothéliales, ou conjonctives, les organes ne baignant pas directement dans le sang.

Le cœur, ou organe central pulsatile du système circulatoire, est situé au dos, dans le péricarde (sauf chez *Anomia* et les Octopodes) et originairement en arrière ; il n'est pas autre chose qu'un vaisseau dorsal (fig. 4, VIII ; 13, XIV) analogue à celui des Annélides, par exemple. Ce cœur, dans les Mollusques actuels, est composé d'un ventricule médian, à parois musculaires et à piliers charnus intérieurs (fig. 38, VII), et de deux ou quatre (*Nautilus*) oreillettes disposées par paires, symétriquement par rapport au ventricule. La communication de chaque oreillette avec le ventricule est simple ou multiple (*Chiton*, fig. 4) et pourvue d'une valvule s'ouvrant dans l'intérieur de ce dernier. Au cas d'une seule paire d'oreillettes, il arrive souvent qu'un de ces deux organes soit très réduit ou nul (la plupart des Gastropodes).

Une ou deux aortes partent du ventricule et envoient le sang artériel dans tout l'organisme. Il existe rarement des ramifications artérielles capillaires (Céphalopodes) ; le plus souvent, il n'y a que des capillaires lacunaires, sans endothélium véritable. Le sang veineux

est ramené dans des espaces plus ou moins étendus (« sinus » à parois conjonctives) ou dans de véritables vaisseaux qui le conduisent aux branchies en passant par l'organe excréteur. La masse entière du sang ne se rend cependant pas aux branchies dans tous les cas, une partie plus ou moins grande passant dans le manteau, d'où elle se rend directement au cœur (un assez grand nombre de Gastropodes : Hétéropodes, Pleurobranches, Nudibranches et la plupart des Lamellibranches).

Le sang est très souvent incolore, sinon légèrement bleuâtre, ce qui est dû à l'hémocyanine, albuminoïde renfermant du cuivre; parfois rouge, ce qui résulte de la présence d'hémoglobine soit dans des corpuscules non amiboïdes (Aplacophores, quelques Lamellibranches), soit dans le plasma (*Planorbis*). Il peut être aussi coloré par des granulations pigmentaires insolubles d'origine étrangère, mangés par les corpuscules (phagocytes) : par exemple, chez les huîtres vertes, *Fasciolaria*, etc. Il y a assez fréquemment, sur le trajet de l'aorte, un organe, « glande lymphatique », à substratum conjonctif, dans lequel des corpuscules sanguins se forment aux dépens de cellules conjonctives (fig. 39, XVII).

Le sang forme approximativement la moitié du poids du corps dans les Lamellibranches (Najades), un sixième dans les Pulmonés terrestres, une vingtième seulement chez le Poulpe. Ce volume relativement énorme du sang (chez les Lamellibranches et les Gastropodes) lui permet de jouer un rôle important dans la turgescence de diverses parties des téguments, surtout chez les Lamellibranches. Il arrive alors que les divers espaces sanguins correspondant aux différents organes turgescibles, sont séparés par des valvules (Lamellibranches : valvule de Keber, — Gastropodes), permettant d'enfermer une masse considérable de sang dans une partie déterminée du corps.

Une portion de l'appareil circulatoire fait généralement saillie dans le milieu ambiant entre le manteau et la masse viscéro-pédieuse, sous forme d'expansions tégumentaires palléales normalement paires. C'est là que le sang s'artérialise au contact du milieu avant de retourner à l'organe central d'impulsion. Cette partie du système circulatoire est souvent considérée comme un appareil spécial, sous le nom d'appareil respiratoire. Elle est constituée par les *cténidies* ou branchies proprement dites, au nombre d'une ou plusieurs paires (deux chez *Nautilus;* six à soixante-quinze chez les Placophores), la

paire unique pouvant être dans bien des cas (avec la paire d'oreillettes habituellement) réduite à un organe impair.

Chaque cténidie est composée d'un axe dans lequel existent deux troncs vasculaires : le premier, afférent, où le courant est centrifuge, communiquant avec un sinus veineux; le second, efférent, à courant centripète, dont l'oreillette n'est que la partie terminale, spécialisée (l'oreillette a l'innervation d'un organe palléal, le ventricule celle d'un organe viscéral proprement dit). Chaque côté de l'axe porte une rangée de filaments respiratoires, généralement aplatis (fig. 3; **140**, XI), de forme variable, dont la cavité communique avec les deux troncs vasculaires (conduits branchiaux afférent et efférent) de l'axe; dans la cavité de ces filaments, le sang vient en contact avec l'air dissous dans l'eau.

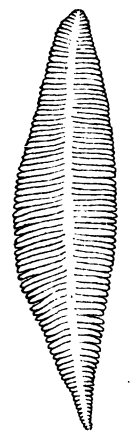


Fig. 3. — Branchie droite de *Nucula*, vue ventralement, grossie.

Cet appareil respiratoire typique peut être spécialisé par complication ou réduction, et finalement disparaître (certains *Neomeniidæ*, les *Dentaliidæ*, Septibranches et un grand nombre de Gastropodes). Le soin d'oxygéner le sang, soit dans l'eau, soit dans l'air, est alors laissé à la surface des téguments palléaux; et il se constitue souvent, dans ce cas (surtout chez les Gastropodes), un organe respiratoire secondaire : « branchies palléales » non homologues aux cténidies, ou un poumon.

5. **Système excréteur.** — Le cœlome est généralement constitué par la poche péricardique. Il communique avec le dehors par les ***néphridies*** (reins) ou directement (chez *Nautilus*).

Les néphridies constituent les organes d'excrétion : ce sont des canaux pairs (quatre chez *Nautilus*, deux dans les autres Mollusques) plus ou moins modifiés (fig. **4**, II), s'ouvrant au dehors à la surface de l'enveloppe du corps et intérieurement dans le péricarde (sauf pour le cas du Nautile); l'orifice interne ou péricardique est un entonnoir cilié. Dans le cas d'une seule paire de reins, il arrive souvent que l'un d'eux est rudimenté ou nul : chez la plupart des Gastropodes dont la branchie et l'oreillette du même côté sont aussi atrophiées ou disparues.

Presque tout le sang veineux qui se rend aux branchies passe par les reins (constituant ainsi un système « porte ») : ceux-ci sont, en effet, irrigués par les conduits qui arrivent aux vaisseaux branchiaux afférents, et ces conduits peuvent traverser les reins (branches de la veine cave chez les Céphalopodes, fig. 133, XVI) ou les entourer (Septibranches, fig. 97, XIII). Il en résulte que le sang des branchies ne renferme plus de produits d'excrétion.

La surface du canal excréteur que constitue le rein peut se multiplier beaucoup par plissement, développement de cœcums, etc. Les parois en sont glandulaires sur une étendue plus ou moins grande, formées alors d'épithélium sécréteur dans les cellules duquel s'élaborent les produits azotés de désassimilation extraits du sang. Ces produits sont ensuite rejetés à l'état liquide ou solide; ils varient d'un groupe à l'autre au point de vue chimique : c'est ainsi que dans les Céphalopodes, ils se composent essentiellement de guanine (ni urée, ni acide urique); d'acide urique chez les divers Opisthobranches et Streptoneures (pas d'urée, sauf *Cyclostoma*); d'urée (pas d'acide urique à l'état normal) dans les Lamellibranches.

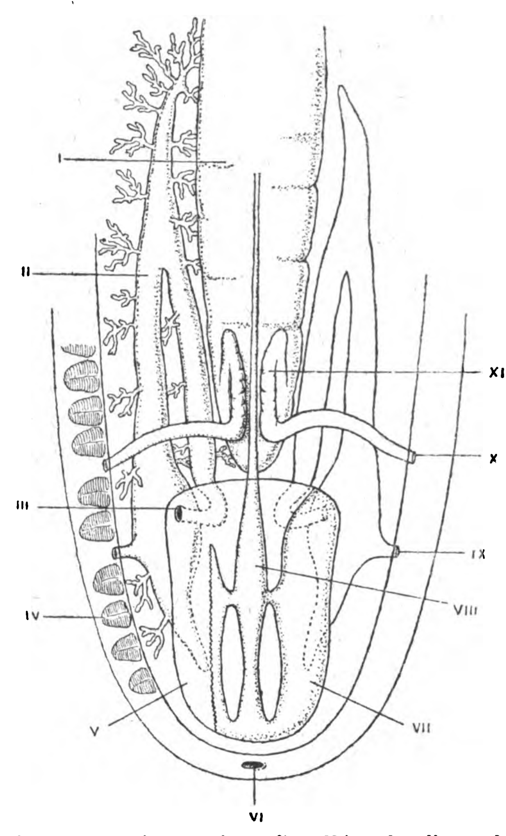


Fig. 4. — Partie postérieure d'un *Chiton* femelle, vu de dos, grossi. — I, glande génitale; II, tube néphridien; III, orifice réno-péricardique; IV, branchie; V, péricarde; VI, anus; VII, oreillette droite; VIII, ventricule; IX, orifice rénal extérieur; X, orifice génital; XI, conduit génital avec partie glandulaire.

La paroi intérieure du rein n'est pas la seule partie de l'organisme pouvant présenter un épithélium excréteur. Dans la cavité péricar-

dique, sur les oreillettes ou dans des expansions du cœlome, il se produit chez divers groupes (Gastropodes, Lamellibranches, Céphalopodes, fig. 133, XI) une spécialisation de l'épithélium constituant la *glande péricardique,* à sécrétion plus acide que celle du rein proprement dit. Cette région glandulaire a une irrigation sanguine analogue à celle du néphridium; et on peut voir dans *Nautilus* l'épithélium rénal et celui de la glande péricardique développés au même point sur le conduit branchial afférent, l'un d'un côté, l'autre de l'autre (fig. 135).

L'eau extérieure ne pénètre pas dans le rein ni, *a fortiori,* dans le péricarde. On a seulement constaté que cette eau peut entrer occasionnellement dans le rein de certains Hétéropodes et Hermæidæ (*Styliger*).

6. **Système reproducteur.** — Les sexes sont séparés dans la généralité des Mollusques. L'hermaphroditisme normal n'existe que dans une famille d'Amphineures (*Neomeniidæ*), une sous-classe de Gastropodes (Euthyneures), trois genres de Streptoneures, un ordre (Anatinacés) et quelques genres et espèces isolés de Lamellibranches. Cet hermaphroditisme n'est pas suffisant, les œufs d'un individu devant être normalement fécondés par un autre individu.

Dans les formes à sexes séparés, il y a souvent un dimorphisme sexuel sensible, qui ne porte pas seulement sur la présence d'un organe d'accouplement, mais sur la plus grande largeur relative des femelles. Chez les Céphalopodes, on a constaté qu'il y a hyperpolygynie, chez certains *Atlanta*, hyperpolyandrie.

Les glandes génitales sont originairement développées aux dépens de la paroi du cœlome (fig. 13, XV); mais elles ne sont plus en communication avec cette cavité que dans les Aplacophores et les Céphalopodes (fig. 133 et 134). Dans ce cas, ce sont des tubes conduisant du cœlome au dehors (reins chez les Aplacophores, fig. 20) qui servent de conduits vecteurs aux produits génitaux. Ailleurs, ces produits tombent directement à l'extrémité intérieure (péricardique) des reins (*Nuculidæ*, fig. 100), ou plus ou moins près de leur orifice extérieur (divers Lamellibranches archaïques, la plupart des Rhipidoglosses). Partout ailleurs, les glandes génitales s'ouvrent extérieurement par un pore qui leur est propre. Dans *Entocolax* (fig. 62), les œufs sortent de l'ovaire par rupture de la paroi de celui-ci.

Les éléments mâles et femelles se développent aux dépens de l'épi-

thélium de la glande génitale, les ovules provenant chacun d'une cellule, les spermatozoïdes, de la division d'une cellule mère ; les œufs des Chitons et des Céphalopodes sont seuls entourés d'un follicule cellulaire (fig. 136). Chez les Mollusques hermaphrodites, les éléments mâles sont mûrs avant les éléments femelles : l'hermaphroditisme est donc protandrique. On n'a guère observé de « progenèse » apparente que dans un « Gymnosome » (*Clione*), où les caractères larvaires sont conservés longtemps. Quant à la parthénogenèse constatée chez des Pulmonés (hermaphrodites), elle est peut-être due à une autofécondation.

7. **Développement.** — 1° *Segmentation.* — L'œuf fécondé des Mollusques se segmente d'une façon inégale. Car, si la première division produit généralement deux sphères égales, dans les stades suivants — ou au moins après le deuxième (fig. 5) ou le troisième (ces premiers stades étant encore réguliers chez des formes comme *Chiton* et *Patella*), — la sphère de segmentation est composée de deux groupes de cellules de grosseur différente : *a*) petites cellules « formatrices » (micromères) et *b*) cellules « nutritives » plus volumineuses (macromères), renfermant des granulations vitellines (fig. 8) et d'autant plus grosses que le vitellus nutritif est plus abondant (ce qui concorde généralement avec une plus grande spécialisation). C'est tout à fait exceptionnellement que la segmentation est régulière (*Paludina*), ce qui est alors une disposition secondaire due à la diminution du vitellus nutritif.

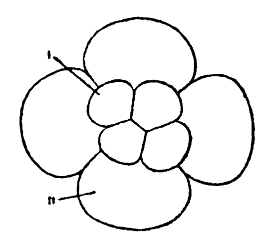


Fig. 5. — Œuf segmenté de *Bithynia*, vu par le pôle formatif, grossi ; d'après Rabl. I, micromères ; II, macromères.

Le nombre des micromères augmente plus rapidement que celui des macromères ; et il y a même des cas (*Dentalium*, fig. 6, Najades, etc.) où il n'y a pendant un certain temps qu'une seule de ces dernières. Les nouvelles cellules formatrices prennent naissance aux dépens de micromères préexistants et — au moins pendant les premières segmentations — de la partie non chargée de vitellus des macromères. Leur nombre, après les premiers stades, augmente généralement en progression arithmétique (Gastropodes, etc.).

Dans la grande majorité des cas, la segmentation de l'œuf est complète ou holoblastique. Les Céphalopodes font seuls exception : la

segmentation y est incomplète ou méroblastique (fig. 139), une très grande partie de l'œuf étant formée de vitellus nutritif qui ne prend pas part à la division. Il y a cependant certains cas (des Gastropodes spécialisés : Rachiglosses [*Nassa*, *Purpura*, *Fusus* (fig. 8)], *Aplysia*, certains Thécosomes, etc.), où il existe déjà aussi une sorte de vitellus distinct, constitué par la partie granuleuse des macromères.

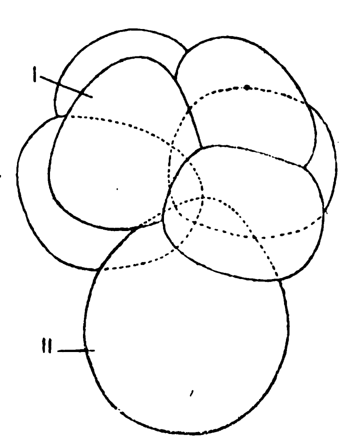


Fig. 6. — Œuf segmenté de *Dentalium*, avec six micromères (I) et un macromère (II), × 200; d'après Kowalevsky.

Les deux moitiés (formatrice et nutritive), plus ou moins inégales, de la sphère de segmentation (blastula ou blastosphère) laissent à l'intérieur de l'œuf une cavité de segmentation (*blastocèle*) le plus souvent très réduite, sauf dans certains Lamellibranches : *Cyclas*, Najades, (fig. 104).

Le pôle formatif de l'œuf est indiqué par le point de sortie des « globules polaires » et par la production des premiers micromères; le pôle nutritif lui est opposé; c'est là que se forme l'orifice de la cavité d'invagination, le *blastopore*.

2° *Gastrulation ou formation de la cavité digestive.* — Le résultat final de la segmentation est que les micromères forment entièrement (ou à peu près) l'enveloppe extérieure (*ectoderme*) de l'œuf segmenté et que les macromères en occupent l'intérieur (*endoderme*). Mais le stade ainsi produit (*gastrula*), que caractérise le recouvrement des macromères par les micromères — c'est-à-dire la formation de l'endoderme, — peut être atteint de deux façons en apparence assez différentes :

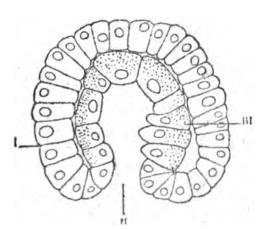


Fig. 7. — Section sagittale médiane d'une gastrula de *Chiton*, × 140; d'après Kowalevsky. I, micromères; II, blastopore; III, macromères.

A. — Par *invagination ou embolie* (fig. 7) (mode le plus primitif); la partie nutritive de la blastosphère s'enfonce alors dans l'autre moitié (formatrice), comme il arriverait d'une balle de caoutchouc dégonflée sur laquelle on appuierait le doigt. Ces deux moitiés laissent entre elles la cavité de segmentation encore plus réduite (exemples : *Chiton*, fig. 7; Hétéropodes; Nudibranches; « Ptéropodes » gym-

nosomes et *Limacinidæ;* Pulmonés [sauf *Helicidæ*]; *Dentalium; Ostrea; Pisidium;* Najades, fig. 104). Cette invagination donne naissance à une cavité digestive (*archentéron*), tapissée par l'endoderme et communiquant avec le dehors par le blastopore.

B. Par *épibolie.* — Dans ce cas, les cellules nutritives (macromères) sont devenues — à cause de leur distension par le vitellus qu'elles renferment — trop grosses pour permettre leur invagination dans la couche de micromères de l'œuf segmenté, ou ectoderme. Celui-ci s'étend alors tout autour de cet endoderme et l'enveloppe peu à peu, en laissant au pôle nutritif une ouverture qui est le blastopore (exemples : *Vermetus*, *Janthina*, la plupart des Rachiglosses — *Astyris* (*Columbella*), *Fusus* (fig. 8), *Nassa*, *Purpura*, *Urosalpinx* —, *Acera*, *Aplysia*, Thécosomes (sauf *Limacinidæ*), beaucoup de Lamellibranches : *Modiolaria*, *Pecten*, etc.).

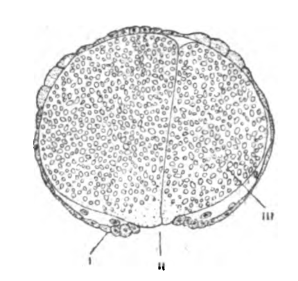


Fig. 8. — Section sagittale médiane d'une gastrula de *Fusus*, × 120; d'après Bobretzky. I, micromères; II, blastopore; III, macromères.

Ces deux processus ne sont cependant différents qu'en apparence et montrent des intermédiaires qui font le passage insensible de l'un à l'autre. En effet, l'invagination parfaite ne se produit que dans le cas de segmentation régulière ou à peu près (*Paludina*, *Chiton*, etc.). Mais, par suite de l'accroissement successif de la quantité de vitellus renfermé dans les sphères nutritives, celles-ci deviennent de plus en plus grosses et ne peuvent s'invaginer que plus tard dans l'ectoderme; de sorte qu'il y a alors, dans certaines gastrula par embolie, un commencement d'épibolie suivi ultérieurement d'invagination des macromères.

Enfin, la segmentation méroblastique ou incomplète (discoïdale) des œufs de Céphalopodes (fig. 139) n'est pas non plus absolument différente de la segmentation totale observée chez les autres Mollusques : elle ne constitue que l'exagération de l'épibolie, par suite du fait que le vitellus constituant la masse principale de l'œuf, et le protoplasma étant resté concentré à un pôle de celui-ci (pôle formatif), l'ectoderme s'est formé en un point limité (disque germinatif ou aire embryonnaire) de la surface du vitellus et ne peut parvenir à envelopper totalement ce dernier.

Aux dépens de la paroi de l'entéron se forme le foie, très générale-

ment par deux diverticules pairs (fig. 24), composés de cellules graisseuses seulement, tant que la nourriture se fait par l'absorption du vitellus;

3° *Formation des orifices du tube digestif.* — L'ouverture de la gastrula (blastopore ou bouche primitive) est fort souvent en forme de fente allongée, exemple : *Patella* (fig. 9), *Bithynia*, Pulmonés (*Limnœa*), *Aplysia*, *Tergipes*, *Elysia*, *Cyclas*, etc. Cette fente se ferme peu à peu d'arrière en avant, ses deux côtés devenant, par leur union, la saillie pédieuse; ou bien, elle peut être ovale, plus ou moins allongée, avec un sillon antérieur (chez *Paludina*, fig. 10), ou bien encore circulaire, se déplaçant alors peu à peu d'arrière en avant, spécialisation de la fente qui se fermait dans ce sens.

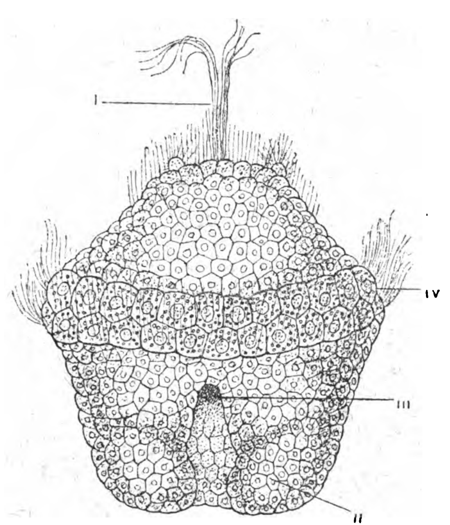


Fig. 9.—Trochosphère de *Patella*, à la 34e heure, grossi; d'après Patten. I, flagellum, houppe apicale; II, lobe latéral du blastopore, future moitié du pied; III, blastopore; IV, cercle cilié, vélum.

Ce blastopore circulaire ou linéaire se ferme totalement (exemple : *Patella*, *Neritina*, *Bithynia*, *Nassa*, *Aplysia*, divers « Ptéropodes », Nudibranches, *Cycladidæ*, Najades, *Teredo*), ou reste ouvert, quoique se rétrécissant parfois au point de devenir peu visible (*Chiton*, beaucoup de Streptoneures marins — *Vermetus*, *Fusus*, *Natica*, Hétéropodes —, Pulmonés, *Dentalium*, *Ostrea*).

Au point où le blastopore s'est fermé, ou tout autour, s'il est resté ouvert, se produit une invagination de l'ectoderme qui met la cavité digestive (entéron) de la gastrula en communication avec l'extérieur et constitue, dans la généralité des cas, le *stomodæum* ou œsophage; de sorte que si le blastopore reste ouvert, il devient le cardia de l'adulte. *Paludina* seul fait exception; la partie du blastopore qui reste ouverte devient l'anus (fig. 10, V) et le stomodæum prend naissance à la partie antérieure du sillon blastoporique.

Ultérieurement, une seconde invagination très courte (anale ou *proctodæum*) se produit au point le plus postérieur du sillon blasto-

porique originel, en un point généralement indiqué par deux cellules ectodermiques saillantes ; cette invagination perce la partie postérieure de l'archentéron et fait ainsi communiquer l'intestin avec l'extérieur.

4° *Formation du mésoderme.* — L'embryon a ainsi une cavité digestive endodermique et une enveloppe générale ectodermique dont dérivent aussi l'œsophage et l'invagination anale. Mais une troisième assise cellulaire intermédiaire se forme entre ces deux premières, souvent de très bonne heure, dont proviendront les organes situés entre le tube digestif et les téguments : c'est le *mésoderme*. L'origine en est souvent difficile à déterminer, surtout dans les formes très spécialisées ; mais dans les cas les plus nombreux et dans ceux où il a une origine bien nette, *le mésoderme provient de l'endoderme* (Placophores, Aspidobranches [*Patella*, *Neritina*], Pectinibranches [*Paludina*, *Bithynia*, *Crepidula*, *Fulgur*, et probablement les Hétéropodes], Opisthobranches [*Clione*, *Chromodoris*], Pulmonés [*Planorbis*, *Limnæa*], *Dentalium*, Lamellibranches [*Pisidium*, Najades, *Teredo*]).

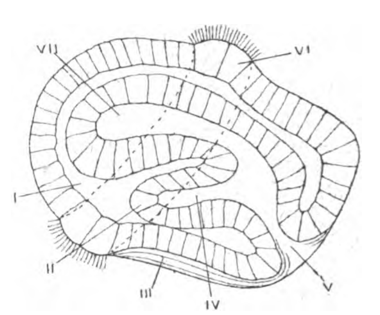


Fig. 10. — Coupe sagittale médiane d'un embryon de *Paludina*, vu du côté gauche, grossi ; d'après Erlanger. I, cavité de segmentation (blastocèle) ; II, mésoderme ; III, sillon blastoporique ; IV, cœlome ; V, partie restée ouverte du blastopore (= anus) ; VI, velum ; VII, entéron.

Le développement du mésoderme a pour but essentiel la production d'une seconde cavité : le *cœlome*. Dans la disposition la plus archaïque, cette cavité se forme par deux diverticules qui se séparent de l'entéron (ou cavité digestive), au voisinage du blastopore (*Paludina*, fig. 10) ; mais, par spécialisation et condensation embryogénique, ce procédé ne réapparaît plus, et le mésoderme prend naissance d'éléments endodermiques voisins du blastopore, qui s'enfoncent entre les cellules adjacentes, ou bien par délamination de cellules de cette région. La masse de cellules ainsi formées se délamine elle-même en deux feuillets (somatique et splanchnique ; exemples : *Chiton*, fig. 11 ; *Bithynia ; Vermetus ; Dentalium*, etc.), en formant une cavité (ou deux cavités symétriques : *Cyclas*) ; c'est la cavité cœlomique. L'extension de cette dernière restreint évidemment la cavité de segmentation primitive ou blastocèle, qui deviendra la cavité du système circulatoire ; des éléments méso-

dermiques s'étendent entre l'endoderme et l'ectoderme, pour former le revêtement intérieur de cette cavité circulatoire; par spécialisation, ces éléments peuvent remplir presque complètement le reste du blastocèle, sous forme d'un faux mésenchyme (mésenchyme secondaire ou cénogénétique) qui constitue le tissu conjonctif. Par balancement organique, celui-ci restreint alors le développement du cœlome, qui est généralement réduit au péricarde.

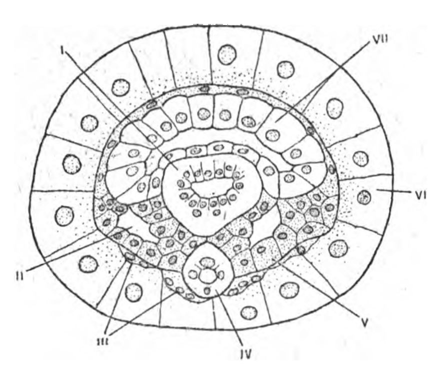


Fig. 11. — Coupe transversale d'un embryon de *Chiton*, passant par le velum, × 200; d'après Kowalevsky. I, œsophage; II, cœlome; III, cordons nerveux; IV, partie antérieure de la cavité buccale; V, mésoderme; VI, cellules ectodermiques du voile; VII, endoderme (estomac).

Il y a donc à distinguer dans l'évolution du mésoderme (voir plus loin, 6°) : *a*) la formation du cœlome et des organes qui en dérivent (excréteurs et reproducteurs); *b*) la formation de l'appareil circulatoire (cœur);

5° *Formation des organes ectodermiques.* — *A. Velum.* — Outre les organes tégumentaires proprement dits, persistants (pied, manteau, branchies), et ceux qui dérivent des téguments : système nerveux et appareils sensoriels, etc., l'ectoderme produit aussi un organe locomoteur embryonnaire, résultat d'adaptation produite pendant la vie larvaire : c'est le velum. A l'origine, il constitue un seul cercle cilié, préoral, caractéristique de la « trochosphère », simple ou multiple (fig. 9), limitant un champ qui est la « plaque » apicale ou céphalique. Ce cercle cilié s'étend en faisant saillie sur tout son pourtour : la trochosphère est ainsi transformée en *veliger*, caractéristique des Mollusques (fig. 102); le velum peut alors se diviser en deux lobes latéraux (fig. 12, VI), divisibles à leur tour (*Cymbulia*, fig. 50).

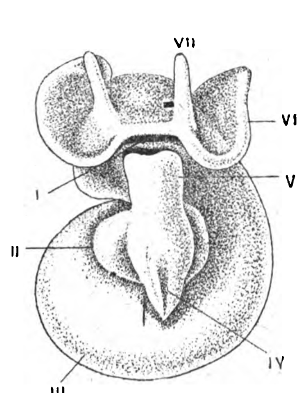


Fig. 12. — Veliger de *Vermetus*, vu ventralement; grossi; d'après Salensky. I, bouche; II, lobe latéral du pied; III, masse viscérale; IV, glande pédieuse postérieure; V, pied; VI, velum; VII, tentacule.

B. Le *pied* n'est autre chose que la saillie des téguments ventraux,

entre la bouche et l'anus. A l'origine, son ébauche est évidemment paire, puisqu'il se forme par la soudure des bords du blastopore allongé (fig. 9).

C. Manteau. — A la face dorsale, vers le pôle formatif, se produit de bonne heure une invagination ectodermique, appelée glande coquillière ou *invagination préconchylienne;* elle est limitée par un bourrelet. Cette invagination est l'origine du manteau, dont le bord est constitué par le bourrelet susmentionné. Celui-ci, en s'étendant, détermine la croissance de la coquille sécrétée par le manteau (fig. 1 et 51). L'invagination s'étale dès l'origine sous forme d'un épaississement palléal (légèrement concave seulement), ou bien s'enfonce, puis s'étale en se retournant; l'enfoncement est alors causé par la prolifération trop rapide du tissu épithélial au point où commence la formation du bourrelet palléal, et l'invagination se retourne pour commencer à produire la coquille.

Les branchies prennent naissance, sous le manteau, par des saillies tégumentaires sous forme de filaments disposés en série (fig. 103, IV).

D. Système nerveux et organes des sens. — Les centres nerveux naissent séparément, et généralement par épaississement de l'ectoderme. Dans certains cas, cependant, il en est qui se forment encore par invagination (exemple : les ganglions cérébraux — dans l'aire vélaire — chez *Vermetus*, les « Ptéropodes », les Pulmonés stylommatophores (en partie), *Dentalium;* les ganglions cérébraux, pédieux et viscéraux des Najades).

De même, les yeux et les otocystes se développent par épaississement (délamination) ectodermique (y compris les yeux palléaux de *Pecten*); mais, dans bien des cas, ces organes naissent encore par invagination : chez divers Gastropodes (*Paludina*, *Bithynia*, *Calyptræa*, *Nassa*, Hétéropodes, *Limnæa*, *Planorbis*), Céphalopodes, ainsi que les otocystes seuls de certains Gastropodes (*Fusus*), des Scaphopodes et des Lamellibranches (*Cyclas*, Najades, *Teredo*).

6° *Formation des organes mésodermiques.* — Le tissu mésodermique donne naissance : *A*. à la paroi épithéliale de la cavité cœlomique; *B*. au revêtement de la cavité circulatoire et au tissu conjonctif de remplissage interorganique.

A. — Le *cœlome* dont la formation a été indiquée plus haut (4°), est une cavité communiquant avec l'extérieur, à paroi épithéliale différenciée en deux points : *a*) sous forme d'éléments excréteurs (reins); *b*) sous forme d'éléments reproducteurs — caducs, par conséquent — (organes génitaux).

a) Les *reins* sont produits aux dépens d'une partie du cœlome (péricarde), dans le procédé le plus primitif, ou bien par creusement dans le mésoderme (*Paludina*, *Bithynia*, *Limax*, etc.) en contact avec le péricarde, chacun d'eux étant en communication avec ce dernier et le devenant avec l'extérieur par une invagination ectodermique. (Outre ces reins proprement dits, définitifs ou néphridies, une seconde paire d'organes excréteurs, *larvaires*, a été observée dans divers Gastropodes et quelques Lamellibranches. Voir ces groupes.)

b) Les *glandes génitales* proprement dites (gonades) naissent aussi de la paroi du cœlome ou péricarde, chez les Gastropodes (exemple : *Paludina*), Lamellibranches (exemple : *Cyclas*), et Céphalopodes. Cette disposition est conservée chez l'adulte par les Aplacophores (fig. 20) et Céphalopodes (fig. 133); mais ailleurs, les glandes génitales se séparent de la cavité péricardique, pour se mettre en rapport soit avec les reins, soit directement avec l'extérieur. Dans ce dernier cas, une invagination ectodermique rejoint la glande et forme éventuellement les glandes accessoires qui se trouvent sur le conduit génital.

B. Appareil circulatoire (*cœur*). — Le cœur se forme d'une partie du blastocèle s'enfonçant dans le péricarde, en en soulevant la paroi, dont une partie devient ainsi celle du cœur (fig. 140).

8. **Définition générale.** — Pour résumer : Les Mollusques sont, au moins originairement, des animaux à symétrie bilatérale, à *cavités* digestive, cœlomique et circulatoire séparées les unes des autres et sans communication entre elles : la première ouverte au dehors par deux orifices, la seconde communiquant avec l'extérieur par les reins ou néphridies (ou directement, chez *Nautilus*), la troisième entièrement close.

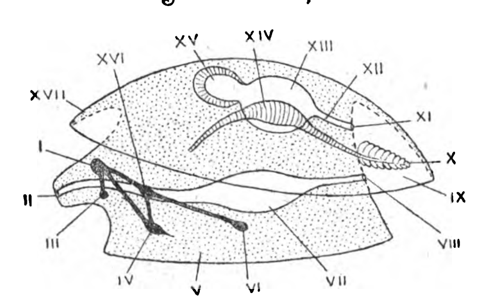


Fig. 13. — Schéma d'un Mollusque, vu du côté gauche. I, ganglion cérébral; II, bouche; III, ganglion stomato-gastrique; IV, ganglion pédieux; V, pied; VI, ganglion viscéral; VII, estomac; VIII, anus; IX, cavité palléale; X, branchie; XI, orifice rénal; XII, néphridie; XIII, péricarde; XIV, cœur; XV, glande génitale; XVI, ganglion pleural; XVII, manteau.

Leur *enveloppe générale* du corps est différenciée en trois régions : *a*) antéro-dorsale ou *céphalique*, réunissant la plupart des organes de la sensi-

bilité spéciale ; *b*) postéro-dorsale ou ***palléale***, formant un repli saillant autour du corps, dont la cuticule calcifiée constitue une coquille protectrice et sur la face ventrale duquel se développent des proliférations respiratoires (X, fig. 13); *c*) ventrale ou ***pédieuse***, constituée par l'organe saillant locomoteur.

Le ***système nerveux*** est formé de trois groupes de centres : *a*) supra-œsophagiens, sensoriels ou ***cérébraux; b***) infra-œsophagiens, tégumentaires, locomoteurs, ***pédieux*** et palléaux (***pleuraux***); *c*) deux colliers périœsophagiens, innervant les viscères : α) l'antérieur, entérique ou ***stomato-gastrique;*** β) le postérieur ou ***viscéral*** proprement dit.

Le ***développement*** présente presque toujours le stade véligère, qui est une trochosphère dont le cercle cilié préoral est devenu saillant, de façon à constituer un « voile » natatoire.

II. — Éthologie.

Les Mollusques sont essentiellement des animaux aquatiques, la plupart marins et un petit nombre d'eau douce; un ordre seulement de Gastropodes et quelques autres formes isolées de ce groupe se sont adaptés à la vie terrestre. Ils sont répandus sur toute la surface de la terre, sous toutes les latitudes, sur les plus hautes montagnes et jusqu'à 5,000 mètres de profondeur sous le niveau de la mer; les zoologistes descripteurs en ont fait connaître environ 25,000 espèces actuelles. Des représentants en existent depuis les terrains paléozoïques les plus anciens.

On observe parmi les Mollusques, souvent dans une même classe, les différents genres de régime alimentaire ainsi que les divers modes d'existence; mais généralement ces animaux sont libres, rampeurs ou nageurs; très peu sont fixés (quelques Gastropodes et Lamellibranches), quelques-uns seulement parasites intérieurs (*Entoconcha* [fig. 63], plusieurs *Eulima*, *Entocolax* [fig. 62], *Entovalva* [fig. 117], quelques autres parasites extérieurs (tous sur des Echinodermes : *Stylifer* [fig. 61], *Thyca*) et commensaux (*Montacuta ferruginosa*, *Modiolaria marmorata*, etc.).

De nombreux cas d'adaptation protectrice et de mimétisme existent dans les divers groupes, les plus remarquables chez les formes nues et colorées (Nudibranches).

L'existence individuelle des Mollusques est ordinairement assez courte : les Streptoneures marins peuvent vivre plusieurs années

(*Littorina littorea*, en captivité, il est vrai, a atteint presque une vingtaine d'années), ceux d'eau douce, trois ou quatre ans (*Paludina*); les Pulmonés sont généralement bisannuels; la plupart des Nudibranches vivent également deux ans ou un peu plus; beaucoup de Lamellibranches sont adultes au bout d'un an (exemples : *Mytilus*, *Teredo*), de deux ans (*Avicula*); *Ostrea edulis* est adulte vers cinq ans, mais (dans les huîtrières) vit jusqu'à dix ans. Les grands *Tridacna* paraissent atteindre au moins un âge analogue (huit ans). Les *Cycladidæ* ne vivent que deux ans, mais les Anodontes sont remarquables par leur longévité : la maturité sexuelle n'arrive pas chez eux avant cinq ans et la croissance continue jusqu'à vingt ou trente ans.

III. — Bibliographie.

Ouvrages traitant de tout ou partie de l'organisation du groupe entier ou de plusieurs classes :

Bronn et Keferstein, Die Klassen und Ordnungen der Weichthiere. Leipzig et Heidelberg, 1862-1866. — Lankester, Mollusca, *Encyclopædia Britannica*, 9th édit., vol. XVI, 1883 (réimprimé dans : *Zoological articles*, London, 1891). — Huxley, On the Morphology of the Cephalous Mollusca (*Phil. Trans.*, 1853) — Von Jhering, Vergleichende Anatomie des Nervensystemes und Phylogenie der Mollusken. Leipzig, 1877. — Spengel, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXV, 1881). — Rössler, Die Bildung der Radula bei den Cephalophoren Mollusken (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLI, 1885). — Milne Edwards, Observations sur la circulation chez les Mollusques (*Ann. d. Sc. nat.*, sér. 3, t. VIII, 1847). — Schiemenz, Ueber die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden (*Mitth. Zool. Stat. Neapel*, Bd. V, 1884, et VII, 1887.) — Lankester, Contributions to the developmental History of the Mollusca (*Phil. Trans.*, 1875).

IV. — Systématique.

L'embranchement des Mollusques comprend cinq classes : *Amphineura*, *Gastropoda*, *Scaphopoda*, *Lamellibranchia* et *Cephalopoda*.

Classe 1 : AMPHINEURA, von Jhering.

Synonymie : *Isopleura*, Lankester; *Aculifera*, Hatschek.

Ces animaux sont reconnaissables extérieurement à leur corps plus ou moins allongé, complètement symétrique, à bouche et anus

situés aux deux extrémités, et à téguments palléaux portant toujours des spicules plus ou moins nombreux.

Le manteau, très développé, recouvre toujours au moins la face dorsale et les côtés latéraux du corps; la cuticule des téguments palléaux renferme toujours des *spicules*. La symétrie extérieure complète se retrouve dans l'organisation intérieure. Le système nerveux est caractérisé par la présence, de chaque côté, de deux cordons nerveux (palléaux et pédieux) et par la commissure postérieure, supra-rectale, des deux cordons palléaux. La cavité buccale ne possède pas de mâchoires, mais présente dans la règle un cœcum radulaire. L'anus et les orifices rénaux sont postérieurs. Le cœur est également postérieur, à ventricule plus ou moins accolé à la paroi dorsale du péricarde.

Les Amphineures sont des Mollusques marins, répandus dans toutes les mers et dans les différentes profondeurs. Leur existence remonte jusqu'à une époque géologique très ancienne. Il en existe deux ordres bien différents : *Polyplacophora*, Blainville, et *Aplacophora*, von Jhering.

1er ordre : **Polyplacophora.**

Par la forme générale de leur corps, ce sont les moins spécialisés des Mollusques; chez eux, le pied occupe toute la face ventrale du corps, et le manteau toute la face dorsale; ce dernier porte huit plaques calcaires transversales; entre le manteau et le pied se trouve, de chaque côté, une rangée plus ou moins longue de branchies. Type : Oscabrion ou Chiton.

I. — Morphologie.

1. Téguments. — Le *manteau* recouvre le corps entier, au côté dorsal; son extension en largeur et de haut en bas est en raison inverse de celle du pied. Ce manteau porte une coquille formée de huit plaques en série longitudinale (fig. 17), articulées entre elles, chacune recouvrant partiellement la suivante (sauf chez *Chitonellus*, où elles ne sont pas toutes en contact avec les deux pièces voisines) ; cette disposition permet à l'animal de se rouler en boule. Les parties nues du manteau portent des spicules.

Les deux plaques terminales (première et huitième) de la coquille sont semi-circulaires, et les autres à peu près quadrangulaires. Toutes

peuvent être en grande partie (*Chitonellus*, fig. 18), ou même entièrement (*Cryptochiton*), recouvertes par le manteau. Chaque plaque est formée de deux couches calcaires superposées, bien distinctes (fig. 14), la plus profonde (*articulamentum*), compacte, et la plus superficielle (*tegmentum*), seule visible sur l'animal vivant, percée de nombreux canaux verticaux par lesquels passent des organes sensoriels. Ce tegmentum est une conformation cuticulaire nouvelle,

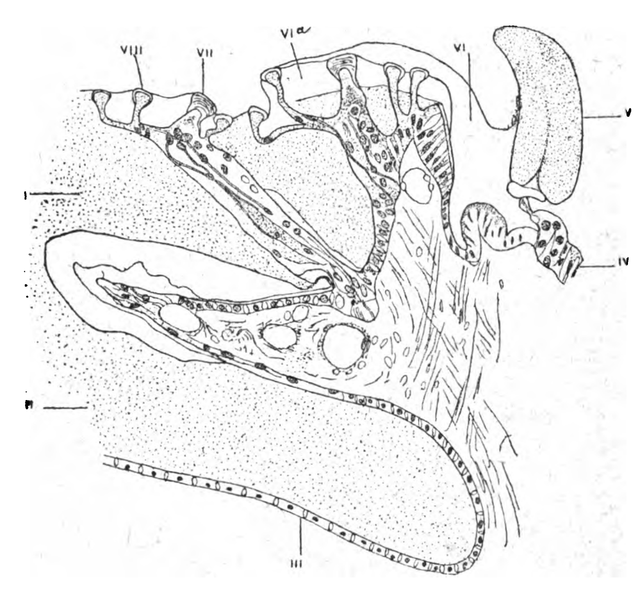


Fig. 14. — Section transversale des téguments palléaux de *Chiton* (région latérale), grossie; d'après Blumrich. I, tegmentum; II, articulamentum; III, épithélium palléal sous-coquillier; IV, épithélium du bord du manteau; V, spicule; VI, cuticule du bord du manteau; VI*a*, périostracum; VII, mégalæsthetes; VII, micræsthetes.

sans correspondant chez les autres Mollusques; elle a pris naissance par les bords du manteau (limbe) venant recouvrir ceux de l'articulamentum; elle s'est finalement étendue sur tout ce dernier et a fait corps avec lui.

Sur presque toutes les parties nues du manteau existent des spicules cornés ou calcaires (fig. 14, V), naissant sur des papilles épithéliales par une cellule matrice.

Le *pied* occupe toute la longueur du corps, de la bouche à l'anus, et forme une surface ventrale de reptation; sa largeur est en raison inverse de l'extension du manteau : il est large dans les Chitons proprement dits (fig. 17), étroit dans *Chitonellus* (fig. 18).

2. Système nerveux et organes des sens. — Il n'y a, pour ainsi dire, pas de concentration en ganglions distincts; mais les gros troncs nerveux sont eux-mêmes ganglionnaires dans toute leur étendue. Il existe deux paires de ces troncs longitudinaux, réunis en avant par une seule commissure ganglionnaire supra-œsophagienne ou cérébrale (fig. 15), antérieure à la masse buccale; les deux cordons ventraux ou pédieux sont joints par de nombreuses anastomoses transversales, sous le tube d-gestif; les deux cordons latéraux ou palléaux sont réunis, en arrière, par une commissure *supra*-rectale.

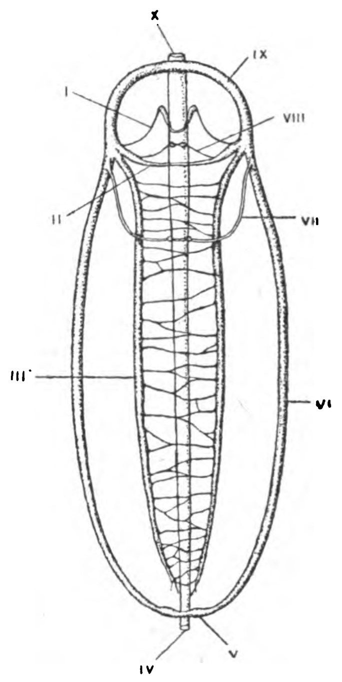


Fig. 15. — **Système nerveux central de *Chiton*, vu dorsalement et grossi ; le tube digestif est représenté schématiquement par un cylindre transparent passant au-dessus de toutes les commissures, sauf la cérébrale et la palléale postérieure ; d'après plusieurs figures de Haller. I, commissure stomato-gastrique ; II, commissure labiale ; III, cordon pédieux ; IV, anus ; V, commissure palléale supra-rectale ; VI, cordon palléal ; VII, commissure viscérale ; VIII, commissure subradulaire ; IX, commissure cérébrale ; X, bouche.**

La commissure cérébrale innerve les palpes, les lèvres et la musculature de la masse buccale; elle est continuée sous l'œsophage par la commissure labiale (fig. 15, II). Les cordons ventraux fournissent les nerfs du pied. Les cordons latéraux innervent surtout le manteau et les branchies et correspondent aux centres pleuraux plus les nerfs palléaux des autres mollusques; de leur partie tout à fait antérieure naît une commissure sous-intestinale (VII), présentant en son milieu une paire de ganglions situés à la partie antérieure de l'estomac : cette commissure est homologue à la commissure viscérale; mais elle est encore peu développée, et une partie des viscères reçoit ses nerfs des gros troncs palléaux. Enfin, la commissure stomato-gastrique, qui est aussi ganglionnaire sur une partie de son étendue, naît vers l'origine de la commissure labiale; elle est récurrente et passe entre la masse buccale et l'œsophage; de la commissure labiale sort encore, plus médialement, une seconde petite commissure infra-œsopha-

gienne, avec une paire de ganglions innervant l'organe subradulaire.

Organes des sens. — La région céphalique est peu différenciée et ne porte pas d'organes de la sensibilité spéciale. Les coins du mufle sont allongés en palpes labiaux, rudiments de tentacules (fig. 17, II).

La cavité buccale présente, sur sa paroi inférieure, des corps gustatifs cyathiformes, innervés par la commissure cérébrale; en outre, en avant de la radula, sur la paroi ventrale, se trouve (au-dessus d'une paire de petits ganglions) une saillie épithéliale à terminaisons nerveuses : l'organe subradulaire.

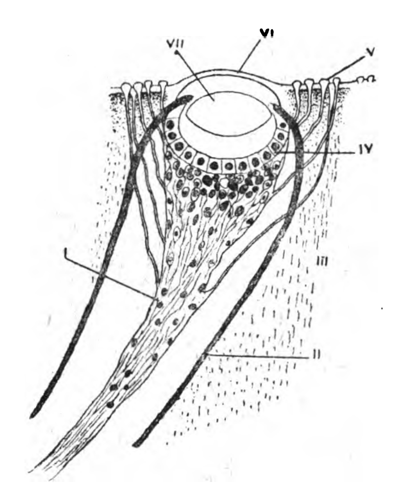


Fig. 16. — Section axiale d'un œil de *Chiton spiniger*, grossi; d'après MOSELEY. I, nerf optique avec cellules ganglionnaires vers l'œil; II, pigment; III, coquille; IV, rétine; V, micræsthete; VI, cornée calcaire; VII, cristallin.

Le tegmentum des valves coquillières est traversé par des organes sensoriels palléaux; ceux-ci sont constitués par des papilles épithéliales, dans lesquelles se trouvent des terminaisons nerveuses, recouvertes d'un capuchon cuticulaire : on les appelle, suivant leur taille, megalæsthetes et micræsthetes (fig. 14). Dans certaines formes de Chitons, des megalæsthetes se sont modifiés de façon à devenir des yeux (fig. 16): ceux-ci sont formés par une rétine profonde, un cristallin, une cornée calcaire et une enveloppe pigmentée.

3. Système digestif. — Le canal alimentaire s'étend de l'un à l'autre bout du corps de l'animal (fig. 17, I, bouche; VI, anus). La bouche conduit dans une cavité buccale, sur la paroi inférieure de laquelle s'ouvre le sac de la radula; ce sac s'étend en arrière jusque vers l'estomac. Chaque rangée de la radula est formée de dents grandes, solides et de forme différente, au nombre de huit de chaque côté de la dent médiane. La partie antérieure de la radula est appuyée sur une masse cartilagineuse mise en mouvement par de très nombreux muscles. Deux paires de glandes débouchent dans la cavité buccale; sur les côtés, assez en avant, les glandes salivaires proprement dites, ramifiées, mais peu étendues et à conduit excessivement court; sur la paroi ventrale, en dessous de l'organe « subradulaire », deux petites glandes juxtaposées.

L'œsophage est assez court. De chaque côté s'y ouvre une vaste poche glandulaire à surface intérieure papillaire.

L'estomac, assez vaste et à parois minces, est environné par le foie. Celui-ci débouche dans l'estomac par des orifices multiples et constitue une glande peu compacte, à acini très divisés.

L'intestin est fort long (les Polyplacophores sont herbivores), recourbé en anses nombreuses; il se termine sur la ligne médiane, entre le pied et le manteau.

4. Système circulatoire. — Le cœur, dorsal et médian, est situé dans un péricarde assez vaste, à la partie tout à fait postérieure du corps. Il est composé d'un ventricule allongé et de deux oreillettes symétriques auxquelles aboutissent les veines branchiales, et qui communiquent chacune avec le ventricule par deux orifices (fig. 4, VII, VIII). Du ventricule naît, en avant, une aorte unique, d'où le sang se rend aux divers espaces interviscéraux.

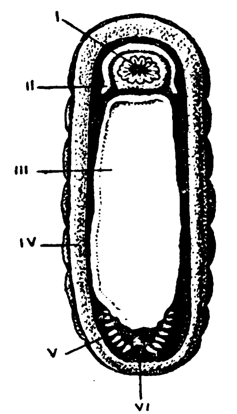


Fig. 17. — *Chiton benthus*, grossi, vu ventralement; d'après HADDON. I, orifice buccal; II, palpe; III, pied; IV, bord du manteau; V, branchies dans la cavité branchiale; VI, anus.

Le sang veineux provenant des diverses parties de l'organisme arrive dans une paire de conduits longitudinaux situés de chaque côté à l'union des bords du manteau au corps (fig. 18, III). Sur cette même ligne de jonction, entre le manteau et le pied, se trouve une rangée de branchies (fig. 4, IV, et 18, IV): celles-ci sont donc disposées symétriquement, en paires multiples (de 6 à 75), soit sur toute la longueur du corps, soit sur les trois ou les deux quarts postérieurs, soit même seulement sur l'étendue correspondant aux deux dernières plaques de la coquille, dans un espace formant alors une petite chambre branchiale (fig. 17, V).

Une branchie est constituée par un axe transversal, portant sur chaque face (antérieure et postérieure) une rangée de filaments branchiaux aplatis (fig. 4, IV). Le sang du conduit longitudinal afférent susmentionné entre dans la branchie par le bord externe ou palléal de l'axe; le sang qui a respiré sort par le côté interne ou pédieux de cet axe et arrive dans un autre conduit sanguin longitudinal (fig. 18, VIII) qui le mène à l'oreillette.

5. Système excréteur. — Il y a deux reins symétriques; chacun d'eux est formé d'un tube disposé longitudinalement, sur le côté du corps, et replié une fois sur lui-même, de façon à avoir ses deux extrémités en arrière : l'extrémité interne s'ouvre dans le péricarde par un orifice ou entonnoir cilié (fig. 4, III); l'externe débouche au dehors, entre deux branchies de la région postérieure. Sur le tube principal, qui présente un renflement en forme d'ampoule vers son extrémité extérieure, s'insèrent de nombreux tubes de plus petit calibre, ramifiés contre les parois du corps, ventralement, latéralement, et entre les viscères (fig. 4, II, et 18, II).

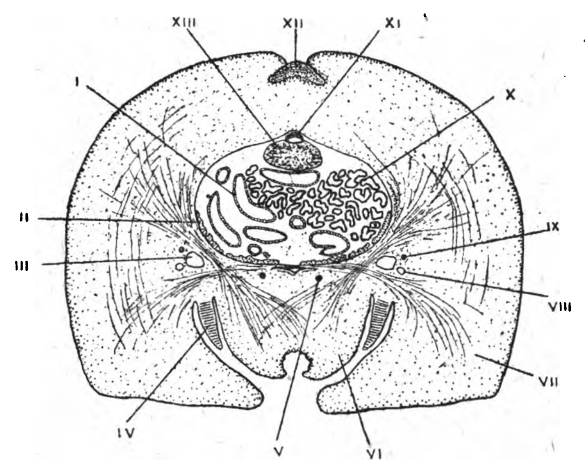


Fig. 18. — Section transversale de *Chitonellus*, passant par le 3e quart; grossi. I, intestin; II, rein; III, vaisseau branchial afférent; IV, branchies; V, cordon pédieux; VI, pied; VII, bord du manteau; VIII, vaisseau branchial efférent; IX, cordon nerveux palléal; X, foie; XI, aorte; XII, valve coquillière; XIII, glande génitale.

6. Système reproducteur. — Les sexes sont séparés. La glande génitale unique, présentant extérieurement des sillons transversaux, est située dorsalement, entre l'aorte et l'intestin (fig. 18, XIII); elle s'étend sur presque toute la longueur du corps, jusqu'au péricarde (fig. 4, I). Les conduits génitaux pairs naissent vers la partie postérieure; ils sont recourbés deux fois sur eux-mêmes et présentent, chez la femelle, un élargissement glandulaire sur leur parcours; ils s'ouvrent au dehors entre deux branchies de la région postérieure, en avant des orifices rénaux. Les œufs sont des cellules de l'épithélium ovarien qui s'enfoncent sous leurs voisines, puis, par leur croissance, soulèvent celles-ci de façon à s'en former un follicule. Ces œufs pondus ont une coque chitineuse à prolongements épineux; après leur expulsion, ils sont généralement conservés par la femelle, entre le manteau et les branchies.

7. **Développement.** — L'œuf se segmente complètement et forme une gastrula par invagination (fig. 7); le blastopore ne se ferme pas : il se rapproche peu à peu de l'extrémité antérieure de l'embryon, où se trouve un cercle cilié (voile) avec une houppe ciliée au centre.

Le mésoderme naît de l'endoderme, au voisinage du blastopore, et forme deux couches limitant une cavité générale (fig. 11, II). L'ectoderme qui entoure le blastopore s'enfonce peu à peu et constitue l'œsophage; un diverticule de ce dernier devient le sac radulaire. L'invagination ectodermique anale (proctodæum), mettant l'intestin en communication avec le dehors, ne se produit que fort tard. En avant de la face ventrale, une autre invagination ectodermique forme une grande glande pédieuse qui s'atrophie ultérieurement. Quatre épaississements internes, longitudinaux, parallèles de l'ectoderme (fig. 11, III), constituent les quatre grands cordons nerveux : sur la partie tout antérieure de chaque cordon latéral, se trouve un œil à cavité close, qui disparaît chez l'adulte. La cuticule dorsale s'épaissit dans des enfoncements transversaux, en arrière du voile et, par sa calcification, constitue d'abord les sept plaques antérieures de la coquille, puis, plus tard, la huitième.

8. **Définition générale.** — Les Polyplacophores sont des Amphineures un peu allongés et aplatis, à manteau et à pied rampeur bien développés et aussi longs que le corps; leur manteau porte une coquille formée de huit plaques calcaires plus ou moins complètement articulées entre elles et dont la couche superficielle est perforée de nombreux canaux perpendiculaires renfermant des organes sensoriels; le tube digestif présente un intestin fort enroulé et un foie formant une masse spécialisée; des branchies multiples sont disposées symétriquement entre le pied et le manteau, en deux rangées plus ou moins étendues, à partir de l'anus. Les organes génitaux ont des orifices extérieurs propres.

II. — Éthologie.

Les Polyplacophores sont des animaux marins, rampeurs, apathiques, presque tous phytophages; ils habitent la zone littorale, et aussi les régions plus profondes, jusque vers 4,000 mètres. On les trouve dans toutes les mers (environ trois cents espèces); leurs restes se rencontrent dans presque tous les terrains, depuis le silurien.

III. — Systématique.

Les Polyplacophores ne comprennent qu'une seule famille : *Chitonidæ*, dont les caractères sont, par conséquent, ceux de l'ordre.

Chiton, Linné (fig. 17). — Plaques de la coquille largement visibles : *Leptochiton ;* bords du manteau uniformément recouverts de spicules écailleux : *L. marginatus*, Pennant, Océan Atlantique. *Callochiton ;* branchies seulement sur la moitié postérieure du corps : *C. lævis*, Pennant, Océan et Méditerranée. *Acanthochiton ;* bords du manteau présentant des spicules épineux réunis en faisceaux correspondant aux plaques de la coquille : *A. fascicularis*, Linné, Océan et Méditerranée.

Chitonellus, Lamarck. — Plaques de la coquille peu visibles (fig. 18) et n'étant pas toutes articulées entre elles ; pied étroit. *C. fasciatus*, Quoy et Gaimard, Océan Pacifique.

Cryptochiton, Middendorf. — Plaques de la coquille entièrement cachées sous le manteau. *C. Stelleri*, Midd., Pacifique Nord.

IV. — Bibliographie.

Sedgwick, On certain Points in the Anatomy of Chiton (*Proc. Roy. Soc. London*, 1881). — Haller, Die Organisation der Chitonen der Adria (*Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. IV, 1882). — Blumrich, Das Integument der Chitonen (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LII, 1891).

2e ordre : **Aplacophora.**

Synonymie : *Scolecomorpha*, Lankester ; *Solenogastres*, Gegenbaur ; *Telobranchia*, Koren et Danielssen.

Ces animaux, à aspect vermiforme, ont toute l'enveloppe du corps formée par le manteau ; celui-ci est dépourvu de coquille, mais porte de très nombreux spicules. — Type : *Neomenia* (fig. 19).

I. — Morphologie.

Le manteau, qui recouvre le corps entier, porte une cuticule assez épaisse dans laquelle sont implantés des spicules produits par l'épithélium tégumentaire.

Le système nerveux est formé des mêmes troncs longitudinaux

(deux pédieux, deux palléaux) avec les mêmes rapports, que chez les Polyplacophores ; mais la commissure supra-œsophagienne porte en son milieu une masse ganglionnaire cérébrale bien différenciée.

Le tube digestif est tout à fait droit (les Aplacophores sont carnivores). Le sang est rouge. Les tubes néphridiens, homologues aux reins des Chitons, débouchent dans un cloaque postérieur, rudiment de cavité branchiale, et servent de conduits génitaux. Les glandes sexuelles débouchent dans la partie antérieure du péricarde.

II. — Éthologie.

Les Aplacophores sont des animaux marins, carnivores, généralement assez lents, habitant les fonds vaseux; leur taille va de quelques millimètres à 12 et 14 centimètres. On ne les rencontre pas dans la zone littorale, mais le plus souvent entre 30 et 100 mètres de profondeur, parfois plus bas et même jusque dans la zone abyssale. On en connaît environ vingt-cinq espèces, des mers boréales, de l'Océan Atlantique, de la Méditerranée et de l'Océan Pacifique.

III. — Systématique.

Il existe deux groupes ou sous-ordres de Aplacophora : les Néoméniens et les Chætodermiens, assez différents pour devoir être examinés séparément.

1er sous-ordre : **Néoméniens.**

Animaux plus ou moins allongés, à revêtement de spicules et à sillon longitudinal ventral. — Type : *Neomenia* (fig. 19).

I. — Morphologie.

1. **Téguments.** — Le manteau s'étend sur les côtés jusqu'au point de recouvrir la plus grande partie de la face ventrale, où il ne laisse libre qu'un étroit sillon longitudinal médian (fig. 19, II). Sa cuticule, souvent fort épaisse, renferme des spicules calcifiés, allongés, portés sur des papilles épithéliales, et souvent aussi (quand elle est très épaisse), des papilles sensorielles.

Dans le sillon ventral, se trouve habituellement une saillie ciliée,

rudiment du pied. A la partie antérieure, celui-ci présente une fossette ciliée, dans laquelle débouche la secrétion d'une grosse glande muqueuse occupant la région antéro-ventrale du corps et correspondant à la glande pédieuse embryonnaire des *Chiton;* tout le long de la saillie pédieuse, se trouvent encore de petites glandes muqueuses.

2. **Système nerveux.** — Une grosse masse cérébrale supra-œsophagienne, formée de deux ganglions accolés, et souvent pourvue de renflements accessoires, se trouve dorsalement, en avant de la masse buccale. De chaque côté, il en sort deux cordons nerveux ganglionnaires, soit immédiatement séparés, soit unis sur une petite étendue (et présentant alors, à leur point de séparation, un ganglion pleural : *Neomenia*) : le plus dorsal est le cordon palléal, le ventral, le cordon pédieux, homologues aux cordons de même nom des Polyplacophores.

Les cordons pédieux possèdent à leur commencement un renflement ganglionnaire; une forte commissure réunit les renflements des deux troncs. Postérieurement, les deux cordons présentent des renflements assez réguliers et des anastomoses transversales; tous les nerfs sortent du côté axial et vont au pied.

Les cordons palléaux sont réunis en arrière au-dessus du rectum, par une commissure sur laquelle est habituellement un ganglion allongé; en outre, chaque cordon est joint au tronc pédieux correspondant par des anastomoses. Parfois, les cordons pédieux et palléal d'un même côté ne s'étendent pas séparément jusqu'à l'extrémité postérieure et sont réunis ensemble, tout en arrière, en un tronc commun (*Paramenia*).

De la masse cérébrale naît une petite commissure infra-œsophagienne antérieure, ou stomato-gastrique, avec deux ganglions vers son milieu.

On ne connaît pas d'organes sensoriels spéciaux, sauf des papilles épithéliales qui s'enfoncent au travers de l'épaisse cuticule de différents genres et un papille dorsale invaginable, située tout en arrière, au-dessus du rectum, sur la ligne médiane, et non recouverte par la cuticule.

3. **Système digestif.** — La bouche est située en avant, au côté ventral; elle est souvent entourée de papilles probablement senso-

rielles et mène dans un pharynx musculeux, parfois protractile, revêtu d'une cuticule assez épaisse : il y débouche les glandes salivaires et la gaîne de la radula. Cette dernière manque dans *Neomenia* et certains *Proneomenia* et *Dondersia;* ailleurs, elle est formée de plusieurs rangées transversales constituées chacune d'une série continue de dents ou de deux pièces séparées. Les glandes salivaires (absentes chez *Neomenia*) sont ventrales, symétriques, s'ouvrant sur un tubercule subradulaire, fusionnant parfois leurs conduits (cette paire correspond aux glandes subradulaires des *Chiton*); il en existe souvent une seconde paire, dorsale ou dorso-latérale, débouchant ensemble au milieu du pharynx.

L'œsophage, ordinairement court, conduit dans un estomac cylindrique, rectiligne, souvent prolongé en avant par un cul-de-sac dorsal; cet estomac présente, de chaque côté, de courts cœcums habituellement symétriques (donnant l'aspect d'une segmentation régulière), à cellules épithéliales secrétoires (hépatiques); la paroi dorsale du tube stomacal est ciliée. L'intestin est droit, court, à parois minces, entièrement ciliées; l'anus débouche dans le cloaque branchial (fig. 20, VII), avec les reins et la glande muqueuse anale.

4. **Système circulatoire.** — Il n'y a pas de vaisseaux différenciés, à parois propres; le sang (qui, au moins dans la plupart des formes est rouge, par suite de la présence d'hémoglobine dans les corpuscules, circulaires ou ovalaires) remplit toute la cavité générale (péricarde excepté); on distingue cependant deux espaces sanguins bien limités : un sinus ventral, entre le pied et le tube digestif, et un sinus tubuliforme dorsal (aorte), dont la partie postérieure constitue un cœur contractile, renfermé dans le péricarde et attaché à sa paroi dorsale (sauf chez *Neomenia* où il est partiellement libre).

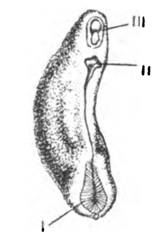


Fig. 19. — *Neomenia carinata*, vu ventralement, grandeur naturelle; d'après Hansen. I, branchies; II, partie antérieure du sillon pédieux; III, ouverture buccale.

Dans certaines formes (*Neomenia* [fig. 19, I] et *Paramenia*), il existe sur le pourtour intérieur du cloaque ou cavité branchiale, une rangée circulaire de branchies; celles-ci sont des lames ou replis épithéliaux, à cavité communiquant librement avec la cavité du corps (et les sinus sanguins susmentionnés). Dans les formes sans branchies,

le sang veineux du sinus ventral vient en contact avec l'eau par la paroi intérieure de la chambre cloacale ou branchiale et la surface ciliée du pied; chez les formes branchiées, ce sang arrive aux branchies, d'où il se rend au cœur par deux troncs « auriculaires » chez *Neomenia*.

Dans la cavité branchiale s'ouvre une grosse glande muqueuse anale, entre le pied et l'anus.

5. **Système excréteur.** — La cavité péricardique est située en arrière du corps, au-dessus du rectum; sa paroi intérieure est partiellement ciliée (au dos et sur les côtés). Elle communique avec le dehors par une paire de tubes rénaux (fig. 20, III), débouchant

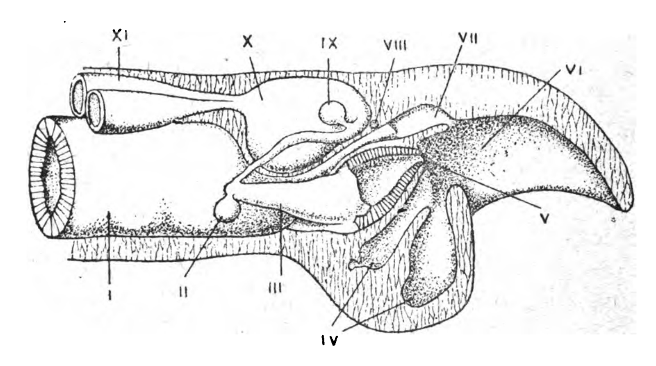


Fig. 20. — Section sagittale médiane de la partie postérieure de *Ismenia*, grossie; d'après Pruvot. I, intestin; II, diverticule du rein; III, nephridium; IV, poches dans la plus dorsale desquelles débouche la glande anale; V, orifice commun des néphridies; VI, cloaque; VII, rectum; VIII, commissure des troncs palléaux; IX, vésicule séminale; X, péricarde; XI, glande génitale.

extérieurement par une large ouverture commune, dans le cloaque branchial, sous l'anus; comme ceux de *Chiton*, ces tubes se dirigent d'abord en avant, puis sont repliés sur eux-mêmes.

Ces reins sont fort modifiés dans leur structure et leur conformation, par suite de leur rôle de conduit vecteur des produits génitaux; leur paroi intérieure, surtout dans la partie la plus distale (poche commune terminale) est fort glandulaire et constitue un organe secrétant la coque des œufs; en outre, sauf chez *Lepidomenia*, où ils sont forts simples, ces reins présentent sur leur parcours (dans la moitié proximale) une ou deux paires d'appendices cœcaux, dont la plus voisine du péricarde constitue des réservoirs spermatiques (fig. 20, IX).

6. **Système reproducteur.** — Les deux sexes sont réunis sur chaque individu. Les glandes génitales, paires, tubuleuses, sont accolées et s'étendent dorsalement, sous le sinus aortique (fig. 20, XI), tout le long du corps, jusqu'au péricarde; elles débouchent dans ce dernier. Leur paroi intérieure donne, côte à côte, des œufs et des spermatozoïdes : les premiers par la face médiane, les seconds par la face opposée. Ces produits sexuels tombent dans le péricarde dont le revêtement cilié les pousse dehors, par les reins ou néphridies, en séparant les œufs des spermatozoïdes. Sur le trajet des néphridies, des spécialisations de la paroi constituent, comme il vient d'être dit, des receptaculum seminis et une glande sécrétant la coque des œufs. Quelques espèces présentent une paire d'organes excitateurs, à spicules calcaires exsertiles, situés de chaque côté de l'orifice génito-urinaire, dans le cloaque branchial.

7. **Développement.** — L'évolution embryonnaire est encore peu connue; on sait que les œufs, rejetés isolément, se segmentent entièrement et forment une gastrula par invagination, avec blastopore primitivement postérieur. La région antérieure, limitée par une couronne ciliée (velum), porte en son centre une houppe de cils, dont l'un prédomine et constitue un flagellum. La partie postvélaire de l'embryon s'allonge et les cellules ectodermiques commencent à y produire des spicules. Puis le voile disparaît et la face dorsale se couvre de sept plaques calcaires imbriquées, formées de spicules juxtaposées (fig. 21).



Fig. 21. — Embryon âgé de *Dondersia*, grossi; d'après Pruvot.

8. **Définition générale.** — Les Néoméniens sont des Aplacophores hermaphrodites, à sillon pédieux ventral, à tube intestinal sans foie différencié, et à reins avec ouverture extérieure commune.

II. — Éthologie.

Les Néoméniens sont des animaux marins, mais non littoraux; ils habitent des fonds vaseux, rampant sur des colonies d'Hydraires ou d'Anthozoaires dont ils se nourrissent, par une profondeur moyenne de 30 à 100 mètres, quelquefois 200 et même 500 mètres. On les a

rencontrés, jusqu'ici, dans les mers boréales, l'Atlantique septentrional, la mer des Antilles et la Méditerranée.

III. — Systématique.

Les Néoméniens ne comprennent qu'une seule famille, *Neomeniidæ*, dont les caractères sont donc ceux du sous-ordre. On en connaît un peu plus de vingt espèces, réparties dans six genres :

Neomenia, Tullberg; des branchies, pas de radula; *N. carinata*, Tullberg (fig. 19), Océan Atlantique nord. — *Paramenia*, Pruvot, des branchies et une radula; *P. impexa*, Pruvot, Méditerranée. — *Proneomenia*, Hubrecht, pas de branchies, cuticule épaisse renfermant des papilles épithéliales; *P. aglaophenia*, Kowalevsky et Marion, Méditerranée. — *Ismenia*, Pruvot, cuticule mince, une éminence ventrale précloacale; *I. ichtyodes*, Pruvot, Méditerranée. — *Lepidomenia*, Kowalevsky et Marion, cuticule mince, radula volumineuse; *L. hystrix*, Kowalevsky et Marion, Méditerranée. — *Dondersia*, Hubrecht, cuticule mince, radule rudimentaire ou nulle; *D. festiva*, Hubrecht, Méditerranée.

IV. — Bibliographie.

Hubrecht, Proneomenia Sluiteri (*Nied. Arch. f. Zool. Suppl.*, Bd. II, 1881). — Kowalevsky et Marion, Contributions à l'histoire des Solénogastres ou Aplacophores. [*Ann. Mus. Marseille* (*Zoologie*), t. III, 1889.] — Hansen, Neomenia, Proneomenia und Chætoderma. [*Bergens Mus. Aarsber.*, 1888 (1889).] — Pruvot, Sur l'organisation de quelques Néoméniens des côtes de France (*Arch. d. Zool. Expér.*, sér. 2, t. IX, 1891). — Wiren. Studien über die Solenogastren, II (*K. Svensk. vetensk. Akad. Handl.* Bd. XXV, 1893).

2e sous-ordre : **Chætodermiens.**

Animaux cylindriques, vermiformes, à revêtement de spicules, présentant dans une cavité terminale postérieure, deux branchies feuilletées. — Type : *Chætoderma* (fig. 22).

I. — Morphologie.

1. **Téguments.** — Le manteau recouvre le corps entier, lui donnant ainsi un aspect cylindrique régulier (la moitié postérieure étant seulement un peu plus forte) et vermiforme; l'extrémité postérieure est renflée en forme de cloche et constitue la chambre branchiale

largement ouverte. Le corps a un revêtement uniforme de courts spicules calcaires logés dans la cuticule.

2. **Système nerveux et organes des sens.** — Deux ganglions cérébraux juxtaposés, à renflements accessoires, donnent de chaque côté deux cordons nerveux longitudinaux assez voisins, dont le ventral (pédieux) est plus faible que l'autre (palléal). Dans la partie postérieure, le tronc pédieux s'unit au palléal (comme chez *Paramenia*) et les cordons palléaux sont réunis au dessus du rectum par un ganglion; de celui-ci part une petite commissure périrectale. Les deux cordons pédieux sont anastomosés entre eux et avec les troncs palléaux, au moins dans la partie antérieure. Une petite commissure stomato-gastrique naît des ganglions cérébraux et entoure l'œsophage; elle porte de petits ganglions en son milieu.

Il n'y a pas d'organe sensoriel différencié, à part un enfoncement dorsal postérieur, correspondant à la fossette précloacale des Néoméniens.

3. **Système digestif.** — La bouche est antérieure, tout à fait terminale et entourée ventralement par un petit bouclier arrondi (fig. 22, III); la cavité buccale, dont une partie est légèrement évaginable, porte sur son plancher une seule grosse dent médiane, qui représente la radula. Le canal alimentaire est droit; vers son milieu, il se rétrécit pour former l'intestin; c'est exactement en avant de ce rétrécissement que débouche un foie différencié, sous forme d'un grand sac ou cæcum simple, situé ventralement. L'intestin se termine sur la ligne médiane, dans le cloaque branchial.

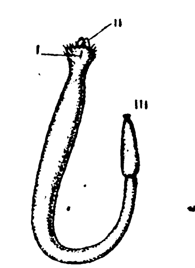


Fig. 22. — *Chætoderma nitidulum*, vu dorsalement, de grandeur naturelle; d'après WIREN. I, fossette précloacale; II, branchies; III, extrémité céphalique avec son petit bouclier buccal.

4. **Système circulatoire.** — Le cœur est situé tout en arrière du corps, dorsalement; il est presque entièrement libre dans le péricarde et traversé par des muscles rétracteurs des branchies. Au surplus, l'appareil circulatoire est fort semblable à celui des Néoméniens.

L'extrémité postérieure du corps est creusée en forme de cloche, à ouverture contractile; elle renferme deux grandes branchies symétriques, (fig. 22, II) portant chacune une double rangée de feuillets, comme celles des Polyplacophores.

5. **Système excréteur.** — De la partie postérieure du péricarde, naissent deux tubes rénaux. Ils sont plus manifestement des organes excréteurs que ceux des Néoméniens : leurs parois sont minces, ciliées, sans différenciation en organes génitaux accessoires. Ces tubes s'ouvrent séparément au dehors, dans le cloaque branchial, de chaque côté de l'anus.

6. **Système reproducteur.** — Les sexes sont séparés; la glande génitale impaire occupe la même situation que les glandes paires des Néoméniens et débouche par un orifice médian, dans le péricarde; les produits sexuels sont expulsés par les reins.

7. — Le développement n'est pas connu.

8. **Définition générale.** — Les Chætodermiens sont des Aplacophores dioïques, cylindriques, sans sillon ventral, à radula formée d'une seule grosse dent, à glande hépatique différenciée en forme de sac unique; leur cœur est perforé par des rétracteurs branchiaux; leurs deux reins s'ouvrent séparément dans le cloaque branchial où se trouvent deux cténidies bipectinées.

II. — Éthologie.

Les Chætodermiens sont des animaux marins, se nourrissant de Protozoaires, vivant dans les fonds vaseux, depuis 30 mètres de profondeur jusque dans les régions abyssales. On n'en connaît que trois espèces, de l'Atlantique Nord, de l'océan Arctique et du Pacifique.

III. — Systématique.

Il n'y a qu'une seule famille de Chætodermiens : Chætodermatidæ, représentée par un seul genre, *Chætoderma*, Loven, dont les caractères sont, par conséquent ceux du sous ordre. Exemple : *C. nitidulum*, Loven, Atlantique Nord.

IV. — Bibliographie.

Von Graff, Anatomie des Chætoderma nitidulum (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVI, 1876). — Wiren, Studien über die Solenogastren. I. Monographie des Chætoderma nitidulum (*K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl.*, Bd. XXIV, n° 12, 1892).

Classe 2 : GASTROPODA, Cuvier.

Synonymie : *Paracephalophora*, Blainville; *Anisopleura*, Lankester.

Mollusques à organisation asymétrique, où (sauf pour quelques cas exceptionnels) les trois régions du corps sont nettement caractérisées : tête antérieure, pied ventral généralement reptateur, et masse viscérale dorsale, nue ou recouverte d'une coquille d'une pièce. — Type : helix ou escargot (fig. 82).

I. — Morphologie.

1. **Téguments et conformation extérieure.** — 1° La *tête*, qui est bien développée, forme une masse plus ou moins cylindrique (parfois aplatie : *Voluta*, etc.); elle porte la bouche à l'extrémité antérieure et est pourvue dorsalement d'une paire (Streptoneures; Thécosomes (fig. 71), *Phyllirhoe* (fig. 77); Elysiens (fig. 81); Pulmonés basommatophores (fig. 48); *Athoracophorus*) ou de deux paires de tentacules (la plupart des Opisthobranches et les Pulmonés stylommatophores : fig. 68), constituant ou portant des organes sensoriels. Ces tentacules sont contractiles; chez les Stylommatophores, ils sont invaginables; leur forme varie beaucoup d'un groupe à l'autre; ils se modifient souvent et peuvent même disparaître sans laisser de trace (*Olivella*, *Homalogyra*, certains *Terebra*, *Pterotrachea* : fig. 67); chez la plupart des Bulléens, les deux paires sont élargies et transformées en un bouclier céphalique quadrangulaire (fig. 69) dont les quatre coins correspondent aux sommets des quatre tentacules; la paire unique des *Amphibolidæ*, *Otinidæ*, *Siphonariidæ* et *Gadiniidæ*, très réduite, donne également au-dessus de la tête l'aspect d'un disque aplati. La paire antérieure des *Pleurobranchidæ* (fig. 74), *Tritoniidæ* (fig. 76), *Dendronotidæ*, *Thetyidæ*, etc., est transformée en un voile frontal plus ou moins développé. Les tentacules sont aplatis (*Narica*), fendus [*Pyramidellidæ*, *Solarium* et beaucoup d'Opisthobranches (paire postérieure)], fourchus (*Janthina*, fig. 60, certains Elysiens), plurifide (divers Nudibranches : *Dendronotus*, paire postérieure).

Certaines formes paraissent avoir encore une autre paire de tenta-

cules, situés de part et d'autre de l'ouverture buccale : ce sont les « palpes labiaux », plus ou moins longs, qu'on observe parmi les Streptoneures, chez *Trochus infundibulum*, *Ampullaria*, *Jeffreysia*, *Choristes*, et parmi les Euthyneures, chez divers Pulmonés (*Glandina; Limnæa*, où ils forment une sorte de voile buccal, fig. 48, VI) et Tectibranches.

Parmi les autres conformations céphaliques des adultes, il faut noter encore : les palmettes de nombreux Rhipidoglosses (fig. 58, II) et de *Fossarus*, saillies variées situées entre les deux tentacules; la crête médiane dorsale de *Olivella* et *Janus;* le *pseudopallium*, expansion céphalique entourant toute la coquille, sauf le sommet, dans *Stylifer* (fig. 61).

2° *Manteau et coquille.* — Le manteau recouvre normalement tout le sac viscéral, débordant tout autour et laissant sortir ventralement la tête et le pied; à la partie antérieure, ou latéro-antérieure (postérieure chez les *Cavoliniidæ* et *Cymbuliidæ*), il comprend entre le corps et lui, une « chambre palléale » (fig. 54), largement ouverte dans les Streptoneures et les Tectibranches, mais à ouverture (ouverture palléale, orifice pulmonaire) rétrécie chez les Pulmonés, par la soudure presque complète du bord palléal à la nuque.

Il est recouvert par la coquille, mais son bord fait un peu saillie au dehors et peut présenter de petits tentacules, des taches pigmentaires et des glandes. Ce bord n'est pas continu dans les formes les plus primitives; il y possède, dorsalement, une fente longitudinale médiane (*Pleurotomariidæ*, *Emarginula*, *Scutum;* la même chose existe encore dans *Siliquaria* et dans *Vermetus* femelle); les bords de cette fente se soudant en un ou plusieurs points, il en résulte un ou plusieurs trous dans le manteau (au-dessus de la cavité palléale) et la coquille (*Fissurella*, *Puncturella*, *Haliotis*, etc.).

Au coin gauche (antérieur) de l'ouverture palléale, le manteau est souvent pourvu d'un allongement en forme de « siphon », ouvert ventralement (fig. 22, 37) servant à l'entrée de l'eau et présentant quelquefois un appendice intérieur (*Volutidæ*); ce siphon est peu développé dans les *Cerithiidæ*, un peu plus dans les *Strombidæ* (fig. 25, VI) et tout à fait chez les *Cassididæ*, les *Doliidæ* et les Sténoglosses. Au côté droit, le manteau présente parfois un tentacule palléal (*Valvata*, *Oliva*, *Strombus :* fig. 25, *Acera*, *Gastropteron*), un appendice bifide chez *Doridium* (fig. 69) et un fort lobe musculaire dans beaucoup de Tectibranches (constituant le « balancier »

chez les Thécosomes). Lorsque le bord du manteau est rabattu sur la coquille, une partie de sa face intérieure devenue aussi externe, peut porter des appendices plus ou moins développés et ramifiés (*Cypræa*). Normalement, cette face intérieure du manteau (sauf chez les Docoglosses) montre dans la chambre palléale, entre le rectum et chaque branchie (et parfois en dehors de cette dernière : certains *Stomatellidæ*), une région glandulaire très différenciée, « glande hypobranchiale » ou glande muqueuse palléale (fig. 40, II) dont il existe deux dans plusieurs Rhipidoglosses : *Haliotis*, *Turbo*, etc., et une seulement, celle de gauche, dans la plupart des Gastropodes à manteau bien développé (cet organe est devenu médian et plus ou moins symétrique dans presque tous les *Cavoliniidæ* et *Cymbuliidæ*).

Les bords du manteau se rabattent fréquemment sur la coquille, de façon à en recouvrir une assez grande partie. C'est le cas dans divers *Fissurellidæ* (*Fissurellidea*, *Emarginula Cuvieri*), *Marsenina*; beaucoup de *Cypræidæ* et *Marginellidæ* ; *Aplysia* et certains *Bullidæ*; divers Pulmonés (certains *Amphipeplea* et *Physa*, *Vitrina*, *Parmarion*, *Hemphilia*, *Omalonyx*). Ces bords peuvent alors se rejoindre, se souder et former un sac renfermant la coquille : celle-ci et la masse viscérale voient alors leur spire s'atténuer ou même disparaître et l'animal paraît nu : *Pupillia*, la plupart des *Lamellariidæ*, *Pustularia*, *Notarchus*, *Doridium* (fig. 69), *Gastropteron*, *Philine*, *Pleurobranchus* (dans lesquels la coquille est souvent peu calcifiée); Limaciens divers. Enfin, la coquille disparaît avec son sac coquillier ; le manteau est alors absolument nu, sans tortillon et il y a retour secondaire à la symétrie extérieure : *Titiscaniidæ* (fig. 59), *Pterotrachea* (fig. 67), *Runcina*, « Ptéropodes » Gymnosomes (fig. 41, 72) et *Cymbuliidæ* (fig. 70), *Pleurobranchæa* (fig. 74), Nudibranches (fig. 24, 76, 78, 81), *Philomycidæ*, *Oncidiidæ*, *Vaginulidæ* (fig. 84). La coquille n'existe dans ce cas que pendant le développement et tombe à la fin de la vie larvaire ; le plus souvent, en même temps, la chambre palléale se réduit (*Pterotrachea*) ou disparaît avec le cténidium, et, sur la face extérieure du manteau ou de l'enveloppe viscérale, prennent naissance des appendices divers : papilles dorsales, « branchies » des Nudibranches (fig. 76, 78, 81), branchie terminale des Gymnosomes (fig. 41). Dans un certain cas où la coquille tombe, il s'en reforme une autre, persistante, recouverte par le manteau (*Lamellaria*, dont la coquille précédente, épineuse, a été appelée *Echinospira*).

Les Gastropodes sont attachés à leur coquille par le muscle columellaire, dont la contraction les fait rentrer dans cette dernière. Ce muscle est en forme de fer à cheval dans les coquilles coniques, asymétrique ailleurs, ovale dans *Haliotis*, à insertion presque linéaire sur la columelle, chez les formes enroulées.

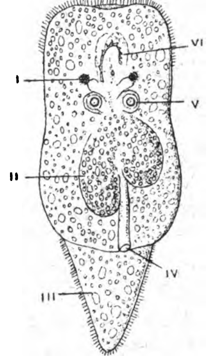


Fig. 23 et 24. — Larves de *Eolis exigua*, × 150 environ ; d'après SCHULTZE. 23 (en haut), embryon du 2ᵉ jour vu du côté gauche. I, radula ; II, pied ; III, otocyste ; IV, opercule ; V, coquille. — 24 (en bas), embryon du 3ᵉ jour après la chute de la coquille, vu dorsalement. I, œil ; II, foie ; III, pied ; IV, anus ; V, otocyste ; VI, radula.

Formation du manteau et de la coquille. — L'aire centrodorsale qui se forme au commencement du développement (glande coquillière) est entourée d'un bourrelet qui s'étend peu à peu sur le sac viscéral, y secrétant la coquille ; parfois un sac palléal se referme sur celle-ci, puis se rouvre (*Clausilia*). Cette coquille est épaissie intérieurement par la surface extérieure du manteau, mais ne s'accroît que par le bord de ce dernier, où se trouvent des glandes spéciales qui entrent en régression quand l'animal arrive à l'état adulte. C'est seulement vers cette époque que la bouche de la coquille s'entoure d'un bourrelet ou se retrécit souvent de diverses façons, formant, par exemple, l'ouverture linéaire des *Cypræa* et *Cavolinia*.

Le sac viscéral, avec le manteau et la coquille qu'il porte, est toujours enroulé, au moins dans le développement (pour les formes à coquille conique comme *Patella*, *Fissurella* et pour divers Gastropodes nus). L'enroulement, à partir du point initial ou sommet, est dextre (quand la coquille, regardée du côté de la spire, avec la bouche en bas, a celle-ci à droite) ou sénestre (quand, dans les mêmes conditions, la bouche est à gauche) le plus souvent dextre ; il est en rapport (quand le sens n'en est pas dénaturé par hyperstrophie — voir plus loin) avec celui de l'asymétrie : c'est-a-dire que l'enroulement sénestre correspond complètement au *situs inversus viscerum* d'un Gastropode à enroulement dextre ; on peut le voir dans les genres *Triforis*, *Læocochlis*, *Actæonia*, *Clausilia*, *Physa*, *Planorbis* ; dans

certaines espèces de *Bulimulus*, *Helicter*, *Vertigo*, *Ariophanta* (*Nanina*), *Ancylus*, *Diplommatina*, *Pyrula*, *Neptunea*, ou encore dans certains individus (tératologiques) de *Buccinum undatum*, *Neptunea antiqua*, *Limnæa stagnalis* (où la monstruosité a été parfois reconnue héréditaire), *Helix*, *Arion* et divers autres Pulmonés.

Mais il existe aussi des formes où l'enroulement est hyperstrophe, c'est-à-dire où les tours qui forment la spire étant très peu saillants, cette dernière en s'aplatissant davantage est devenue finalement rentrante et s'est tranformée en un faux ombilic; en même temps, ce qui correspond à l'ombilic des formes enroulées normalement, est devenu saillant et a constitué une fausse spire : l'enroulement *paraît* alors sénestre et l'asymétrie de l'organisation est restée dextre : *Lanistes*, « Ptéropodes » enroulés — ou réciproquement : certains *Planorbis* scalariformes (déroulés tératologiquement) et des formes voisines, *Choanomphalus* et *Pompholyx*.

On observe parfois que la spire suivant laquelle se fait l'enroulement change de nature ou de sens après les premiers tours larvaires ou que la direction de ceux-ci fait un certain angle avec celle des tours suivants : *Tornatina*, *Melampus*, *Pyramidellidæ*, *Mathilda*, *Solarium*. La même chose peut se voir pour l'extrême portion du dernier tour, par exemple dans certains Héliciens : *Anostoma*. Il arrive aussi qu'au bout d'un certain nombre de tours, la masse viscérale paraisse se dérouler plus ou moins complètement et se continuer par une spirale beaucoup moins serrée, en ligne légèrement courbe ou même presque droite : *Vermetus*, *Magilus*, *Cyclosurus*, *Cæcum*.

La portion de la coquille séparant les tours successifs du tortillon viscéral peut être résorbée dans certains cas : beaucoup d'*Auriculidæ*, quelques *Nerita*, etc., ce qui entraîne la concrescence des spires du sac viscéral ou même l'absence secondaire d'enroulement de celui-ci (plusieurs *Auricula*). Il peut arriver, au contraire, que l'animal se retire des premières portions de sa coquille enroulée et s'en sépare par une cloison ou septum transversal et que cette opération soit même répétée plusieurs fois : *Vermetus*, *Turritella*, *Cæcum*, *Truncatella*, *Tritonium*, *Cuvierina*, etc., il se produit parfois alors un troncature et la perte de la partie ultra-septale ou bien le remplissage par du calcaire, des premiers tours (*Magilus*).

Dans le dernier tour de la coquille des *Clausilia*, existe une pièce accesoire (*clausilium*) naissant intérieurement de l'axe columellaire

par un support élastique, obturant la coquille quand l'animal est rentré, mais que celui-ci peut repousser contre l'axe, lorsqu'il veut sortir.

Certaines formes testacées non operculées (Pulmonés stylommatophores, quelques *Planorbis*) secrètent pendant l'hibernation ou l'estivation, une fermeture fixe, « épiphragme », calcaire ou glutineux, perméable à l'air.

Chez plusieurs Gastropodes nus à l'état adulte, il se développe dans le tissu conjonctif du manteau, des spicules calcaires assez volumineux : Pleurobranchiens, Nudibranches (exemple Doridiens), ou une pseudoconque conjonctive sous-épithéliale : *Cymbuliidæ* (fig. 70).

3° *Pied.* — Normalement et primitivement il constitue une puissante masse musculaire ventrale, à surface inférieure reptatrice. Mais cette forme est modifiée par différentes conditions d'existence :

Dans les Gastropodes sédentaires, il y a atrophie : réduction à une

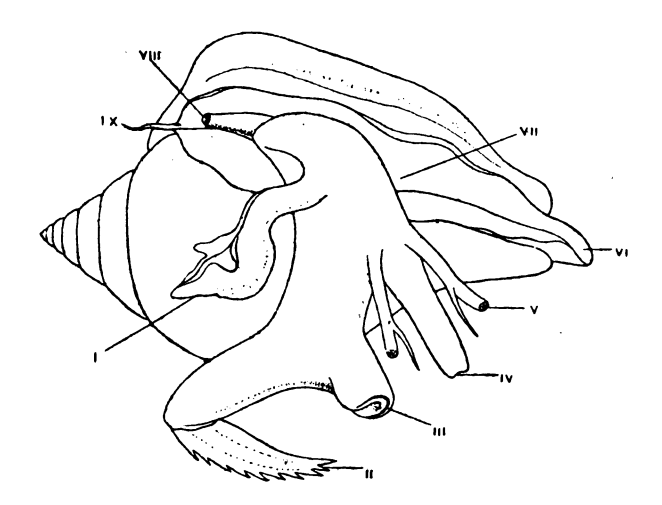


Fig. 25. — *Strombus* mâle, vu ventralement, du côté droit; d'après Souleyet. I, pénis; II, opercule; III, sillon du bord antérieur du pied; IV, bouche; V, œil; VI, siphon; VII, ouverture de la chambre palléale; VIII, anus; IX, filament palléal.

simple saillie discoïdale chez les *Vermetus* et les *Magilus*, fixés, et à un petit appendice chez *Thyca* et *Stylifer* (fig. 61), parasites; — dans les nageurs, il y a aplatissement latéral, donnant lieu à la formation d'un lobe natatoire vertical, chez les Hétéropodes (fig. 64, 67),

ou bien disparition du pied, en tant qu'organe différencié : *Phillirhoe* (fig. 77); dans les sauteurs, il y a également aplatissement latéral, la surface ventrale n'étant plus aplatie que tout en avant : *Strombidæ* (fig. 25).

La surface de reptation est souvent divisée par un sillon longitudinal médian : par exemple, chez *Trochus*, *Stomatella*, *Phasianella*, *Littorina*, et surtout *Cyclostoma* (où chaque moitié du pied agit alternativement dans la marche). Un sillon transversal dans la moitié antérieure existe chez les *Olividæ*, *Pomatiopsis*, beaucoup d'*Auriculidæ*, *Otina* et *Cyerce*.

Certaines parties du pied se différencient parfois d'une façon particulière :

Les deux angles antérieurs sont prolongés en tentacules, chez *Cyclostrema*, *Valvata*, *Choristes*, *Olivella*, *Eolis*, etc. Sous le mufle, au dessus du bord antérieur du pied, une petite languette fait saillie chez *Capulus;* au même endroit, deux tentacules symétriques sont insérés (de part et d'autre de l'ouverture d'une glande supra-pédieuse) chez *Vermetus*.

Le bord antérieur du pied (qui présente souvent une multitude de petites papilles tactiles : *Trochus*, etc.) porte parfois, entre la bouche et lui, une saillie qu'on a appelée « mentum », chez les *Pyramidellidæ*, et qui existe aussi chez *Vermetus*, sous l'orifice de la glande supra-pédieuse. La région antérieure toute entière se relève un peu sur la tête, formant ce qui est nommé « propodium », chez diverses formes fouisseuses; elle est distinctement séparée du reste du pied chez les *Harpidæ* (par un étranglement) et chez les *Olividæ* (par un sillon transversal). Ce propodium est surtout développé dans les *Naticidæ*, où il se rabat entièrement sur la région céphalique pour aider dans le fouissage (fig. 26).

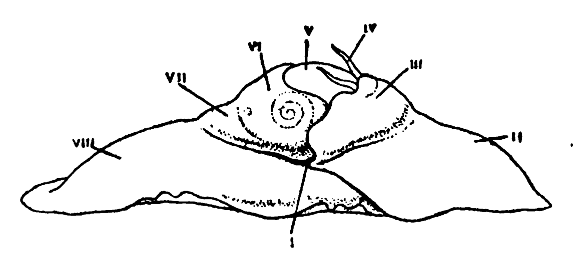


Fig. 26. — *Natica Josephina*, en extension, vu du côté droit; d'après Schiemenz. I, orifice d'expiration ; II, propodium ; III, partie du propodium rabattue sur la coquille ; IV, tentacule ; V, coquille ; VI, partie postérieure du pied rabattue sur la coquille ; VII, partie sous laquelle est l'opercule ; VIII, partie postérieure du pied.

Les bords latéraux du pied s'étendent en forme de nageoires (para-

podies) chez certains *Olividæ* et surtout chez de nombreux Opisthobranches : Bulléens (*Gastropteron*, *Acera*, etc.), « Ptéropodes », *Aplysia*, *Notarchus* (où ces deux lobes se sont rejoints au-dessus du corps, autour duquel ils forment un sac ouvert en avant (fig. 27), dont les contractions chassent l'eau et en font ainsi un organe locomoteur).

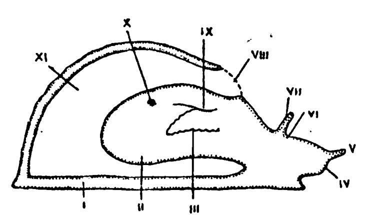


Fig. 27. — Diagramme de *Notarchus*, vu du côté droit. I, face ventrale du pied; II, masse viscérale; III, branchie; IV, ouverture buccale; V, tentacule antérieur; VI, œil; VII, tentacule postérieur; VIII, ouverture du sac parapodial; IX, manteau; X, anus; XI, cavité du sac parapodial.

La région postérieure est souvent séparée en région distincte, operculigère, dans les *Strombidæ* (fig. 25), *Xenophorus*, *Atlantidæ* (fig. 64); certains *Marginellidæ* portent un lobe postérieur dorsal discoïde; l'extrémité postérieure présente chez la plupart des *Nassidæ* deux tentacules, parfois bifurqués, et chez *Phos*, un seul filament délié, et celle de *Pterotrachea*, un long appendice filiforme, contractile, portant plusieurs renflements annulaires (fig. 67); le lobe postérieur du pied de *Cymbulia* est terminé aussi par un long appendice en forme de fouet (fig. 70).

Les côtés latéraux du pied montrent assez souvent, à mi-hauteur, une saillie (*épipodium*) régnant de la région céphalique à l'extrémité postérieure du pied. Cette saillie existe surtout bien développée chez divers Rhipidoglosses (fig. 58), — où elle peut porter des appendices plus ou moins longs, des organes sensoriels, des taches pigmentées, mais n'ayant rien de la structure des yeux, et où sa partie antérieure constitue souvent un lobe cervical, — chez les *Rissoidæ*, *Litiopa*, *Janthina*, etc. *Paludina*, *Ampullaria*, *Calyptræa* gardent une partie antérieure de l'épipodium sous forme de lobes cervicaux.

Glandes pédieuses. — La surface du pied présente normalement une grande quantité de glandes muqueuses unicellulaires; mais très souvent, il y existe des invaginations tégumentaires appelées « glandes pédieuses », où ces cellules sont particulièrement accumulées; les principales de ces invaginations sont les suivantes :

a) Le *sillon du bord antérieur du pied* (fig. 25), dans lequel débouchent les glandes dites labiales et qui se continue souvent par un assez long canal. Cette « glande pédieuse antérieure » est très généralement répandue dans les formes aquatiques rampantes de

Streptoneures (fig. 28, IV) et d'Opisthobranches et secrète le mucus qui lubréfie la surface du pied et aide à la reptation, soit au fond, soit à la surface de l'eau.

b) La « *glande supra-pédieuse* », qui s'ouvre sur la ligne médiane, entre le mufle et le bord antérieur du pied et qui existe surtout dans quelques Streptoneures fixés (*Vermetus*, *Hipponyx*) et dans des formes terrestres : *Cyclostoma* et Pulmonés (fig. 68). Elle est souvent très profonde, s'étendant sur presque toute la longueur du pied, à parois plissées et ciliées ventralement chez la plupart des Pulmonés.

Fig. 28. — *Conus lineatus*, dans sa coquille, vu ventralement; d'après SOULEYET. I, orifice de la glande pédieuse; II, manteau et ouverture de la cavité palléale; III, opercule; IV, glande pédieuse antérieure; V, œil et tentacule; VI, siphon; VII, bouche.

c) Le *pore pédieux ventral*, situé sur la ligne médiane dans la moitié antérieure du pied, est l'ouverture d'une cavité plus ou moins grande, souvent ramifiée, dans laquelle débouche le produit de secrétion des glandes de la sole ou glandes pédieuses proprement dites. Cet organe est comparable à la cavité byssogène des Lamellibranches, et existe chez *Cyclostoma* (où il est composé de tubes multiples), chez *Cypræa*, *Tritonium*, *Cassis*, et un grand nombre de Sténoglosses, *Fusidæ*, *Turbinellidæ*, *Nassa*, *Murex*, *Olividæ*, *Marginellidæ*, *Conidæ* (fig. 28, I), où il était pris autrefois pour un « pore aquifère ».

d) Les *glandes postérieures* :

α. Dorsale, surtout répandue dans les Gastropodes terrestres : Pulmonés et certains *Cyclostomatidæ*; elle y est souvent surmontée d'une protubérance corniforme, simple ou multiple : *Ariophanta*, *Plectrophorus*, *Orpiella*, *Dermatocera*;

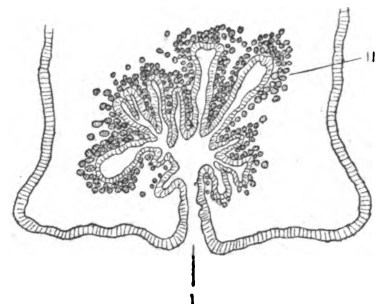


Fig. 29. — Coupe transversale du pied de *Conus*, grossi; d'après HOUSSAY. I, pore pédieux ventral, menant dans la cavité plissée où débouchent les glandes II.

β. Ventrales, localisation de glandes dermiques, chez divers Opisthobranches : sans invagination sensible, *Pleurobranchidæ*, *Pleu-*

rophyllidiidæ; avec invagination en forme de long canal, *Gastropteron.*

Le produit de secrétion des glandes pédieuses se solidifie quelquefois au contact de l'air ou de l'eau et sert à l'animal pour se soutenir : chez certains *Limax*, *Litiopa*, *Cerithidea*, etc., sous forme de filaments; chez les *Janthina* des deux sexes, vivipares ou non, sous forme de flotteur dans lequel sont emprisonnées des bulles d'air, recouvrant la face inférieure du pied, et sous lequel flotte l'animal (fig. 60).

Le bord ventral de la nageoire pédieuse des Hétéropodes, réduit à une vraie crête, porte, au moins chez le mâle, une invagination constituant une ventouse (fig. 64). Mais dans aucun Gastropode, le pied ne présente de « pore aquifère », dans le sens attaché autrefois à ce mot. Certaines formes pourtant (au moins les *Naticidæ*) possèdent dans le pied un système d'espaces aquifères, entièrement séparées de l'appareil circulatoire et permettant d'enfler le pied (fig. 26) pour aider à fouir.

La partie postérieure dorsale du pied porte très souvent, parfois sur une expansion distincte, qui dans *Natica* recouvre une partie de la coquille (fig. 26), une pièce solide, l'*opercule*, destinée, lorsque l'animal se retire dans sa coquille, à fermer l'ouverture de celle-ci. L'opercule existe dans presque tous les Streptoneures testacés adultes et, dans le développement, chez tous ceux qui en manquent à l'état adulte : par exemple, chez *Patella*, *Fissurella*, *Calyptræa*, *Janthina* *Carinaria*, etc. (mais pas dans la larve de *Stylifer*). Les Streptoneures nus ont également dans le développement une coquille operculée (*Entoconcha*, *Pterotrachea*, *Firoloides*).

Mais, parmi les Euthyneures adultes, il n'y a que *Actæon* et *Limacina* (Opisthobranches) et *Amphibola* (Pulmoné) qui en soient pourvus. Cependant, tous les autres, même les nus (*Pleurobranchæa*, Nudibranches, *Cymbuliidæ*), ont une coquille operculée pendant la vie larvaire (fig. 23, 50); ne font exception que quelques formes très spécialisées à coquille peu développée, interne ou nulle : Pulmonés (sauf *Auriculidæ*, *Siphonaria* et *Gadinia*, operculés pendant le développement), « Ptéropodes » : *Cavoliniidæ*, Gymnosomes.

L'opercule peut être, chez l'adulte, présent ou absent dans le même genre : *Stomatella*, *Vermetus*, *Voluta*, *Mitra*, *Pleurotoma*, *Conus*. Il peut manquer dans certains individus d'une même espèce (*Volutharpa ampullacea*) ou être normalement caduc chez les individus très adultes (*Limacina helicina*).

La constitution de l'opercule varie beaucoup suivant les groupes : il est plus habituellement corné, quelquefois corné et revêtu d'une mince couche calcaire : *Liotia* parmi les *Delphinulidæ*, *Cistula*, parmi les *Cyclostomatidæ*; enfin, il est entièrement calcaire dans les *Turbinidæ*, *Neritidæ*, etc. Au point de vue de la conformation, il est originairement spiralé (fig. 55), et dans ce cas, sa spire est inverse de celle de la coquille (y compris *Atlanta*), sauf dans les formes hyperstrophes (Thécosomes enroulés, fig. 50), — concentrique, imbriqué et écailleux (fig. 25), à apophyse latérales (*Nerita*), etc.

2. Système nerveux et organes des sens. — 1° Le *système nerveux*, dont on ne connaît plus de trace chez *Entoconcha* et *Entocolax* adultes, présente dans les Gastropodes les mêmes centres (cérébraux, pédieux, pleuraux, viscéraux, stomato-gastriques, fig. 2) que celui des autres Mollusques; mais la disposition des centres y est toujours caractérisée par l'asymétrie, spéciale aux centres viscéraux ou aux nerfs qui en sortent (asymétrie résultant de celle des organes viscéraux).

La disposition la plus primitive est caractérisée par l'absence de concentration des ganglions : les centres cérébraux sont situés vers les côtés de l'œsophage et séparés par une longue commissure (fig. 2); les centres pédieux constituent de longs cordons ganglionnaires (Aspidobranches, *Paludina* et quelques autres Pectinibranches : *Cyclophorus*, *Cypræa*); les centres innervant des téguments palléaux (ganglions pleuraux avec leurs nerfs palléaux) sont encore en contact intime avec la partie antérieure des cordons pédieux (Rhipidoglosses *Ampullaria*, *Cyclophorus*); la commissure viscérale est assez étendue, avec des centres éloignés (tous les Streptoneures et les Euthyneures les moins spécialisés).

Par spécialisation, les centres cérébraux se rapprochent l'un de l'autre; les centres pleuraux deviennent voisins des cérébraux et se fusionnent même avec eux, dans la plupart des Pectinibranches (y compris les Hétéropodes) et dans les « Ptéropodes » Thécosomes et dans *Actæon ;* les ganglions pédieux se sont concentrés antérieurement en masses plus ou moins globuleuses (fig. 55); les différents centres de la commissure viscérale, par suite du raccourcissement de celle-ci, se sont rapprochés (la plupart des Euthyneures) et viennent même en contact, formant entre les deux ganglions pleuraux une chaîne de plusieurs centres accolés (fig. 68); finalement, tous les ganglions s'accolent intimement et se localisent même vers la face dorsale de

l'œsophage (beaucoup de Nudibranches, fig. 75, disposition poussée à l'extrême dans *Tethys*).

La commissure viscérale est normalement tordue et croisée chez tous les Streptoneures (fig. 2, 55); mais chez les Euthyneures, où presque toujours cette commissure est concentrée dans la région céphalique, sa torsion est nulle (*Actæon* excepté). — Pour l'innervation, voir la partie générale sur les Mollusques; pour les dispositions spéciales, voir les deux sous-classes.

2° *Organes des sens.* — *A.* La *sensibilité générale* a son siège dans les téguments, mais elle est plus particulièrement localisée dans la région antérieure (tête, bord du pied) et sur des parties spécialisées en appendices tactiles variés : tentacules céphaliques (paire antérieure des Euthyneures tétratentaculés), palpes labiaux, qui portent une rangée de tubercules chez certains Pulmonés (fig. 68), tentacules pédieux (Rhipidoglosses, qui y montrent à la base des organes sensoriels ciliés; *Vermetus*), appendices palléaux (papilles dorsales des Nudibranches, etc.).

B. Les *organes olfactifs* proprement dits ou rhinophores sont constitués également par des tentacules céphaliques (la paire postérieure chez les Euthyneures tétratentaculés), soyeux dans beaucoup de Rhipidoglosses : *Scissurella*, *Haliotis*, *Trochus*, *Gena*, *Mölleria*, *Cyclostrema*, etc.; le nerf « olfactif » y donne à la surface des ramifications très nombreuses arrivant à des cellules olfactives; très souvent (Pulmonés terrestres, la plupart des Opisthobranches, *Cyclostoma*, *Xenophorus*), ces ramifications partent d'un ganglion terminant le nerf olfactif.

Les terminaisons olfactives sont fréquemment localisées dans l'épithélium plus élevé de l'extrémité terminale du tentacule ou dans un sillon creusant la surface de ce dernier (*Pyramidellidæ*, *Solarium*, beaucoup d'Opisthobranches, où cette « cavité olfactive » présente encore une multiplication de surface par la formation de nombreux plis transversaux parallèles entre eux). La sensibilité olfactive des Pulmonés (*Arion*) s'exerce jusque vers deux mètres; celle de certains Streptoneures marins carnassiers, à une plus grande distance.

C. L'*osphradium*, organe sensoriel de la cavité palléale ou respiratoire, se rencontre sous diverses formes et n'a disparu que chez les *Helicinidæ*, *Cyclophoridæ*, Pleurobranchiens (où cependant il y a encore un réseau nerveux osphradial le long du support branchial : *Umbrella*), Nudibranches et Pulmonés stylommatophores (où il n'en

existe que des traces dans l'ontogénie, *Limax*, et où il se conserve, mais très peu développé, dans *Testacella*), donc chez la plupart des formes aériennes et des formes aquatiques sans cavité palléale.

Il est constitué par une région spéciale d'épithélium, généralement élevée et ciliée, où il y a accumulation de cellules sensorielles. Dans la conformation la plus simple, il n'y a pas encore spécialisation en organe différencié, mais seulement localisation de cellules neuro-épithéliales sur le passage du nerf branchial aux deux bords du support de la branchie (*Fissurellidæ*) ou sur un nerf spécial (*osphradial* situé le long du support), né du branchial par différenciation (autres Rhipidoglosses), ou encore sur un ganglion terminant ce nerf spécial, à la base de la branchie (*Valvata*).

Ailleurs, l'osphradium devient un organe terminal distinct, à la base ou au côté gauche de la branchie cténidiale, sur le passage de l'eau qui vient baigner cette dernière; et il peut persister à cette place, après la disparition du ctenidium (*Patella*, *Clione*, etc., Pulmonés basommatophores). Il constitue alors (dans les Ténioglosses les plus archaïques, exemple : *Paludina*, *Littorina*, *Cyclostoma*, *Vermetus*, etc.), un bourrelet épithélial filiforme, sur un nerf ou sur un ganglion; par spécialisation successive (multiplication de surface), le bourrelet se garnit, des deux côtés, de pectinations lui donnant l'apparence trompeuse d'une branchie, dans les Ténioglosses plus spécialisés (exemple : *Natica*, *Cerithium*, *Strombidæ* (où les pectinations sont arborescentes chez *Pterocera*), *Cypræa* (où l'organe est trifide) et dans les Sténoglosses (*Semifusus*, fig. 40). Chez les Euthyneures, c'est généralement une saillie épithéliale, circulaire ou allongée, sur un ganglion osphradial, dans lequel elle s'invagine parfois : certains Pulmonés basommatophores (fig. 30).

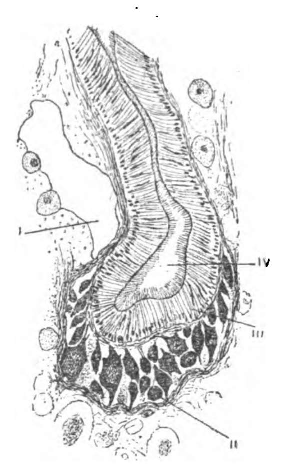


Fig. 30. — Coupe axiale de l'osphradium de *Planorbis*, grossi; d'après Bernard. I, sinus; II, cellules glanglionnaires; III, épithélium sensoriel; IV, cavité de l'osphradium.

D. Organes gustatifs. — On connaît des corps cyathiformes (bourgeons gustatifs) constituées de cellules sensorielles gustatives, dans la cavité buccale (faces latérales et ventrale) de certains Rhipidoglosses (*Fissurella*) et sur les côtés de l'ouverture buccale de quelques

Hétéropodes; des corpuscules analogues ont encore été constatés sur les tentacules épipodiaux des Rhipidoglosses.

E. Les *organes* « *auditifs* » ou otocystes sont des vésicules sphéroïdales creuses, à paroi formée intérieurement d'épithélium cilié, dans lequel se trouvent des cellules sensorielles. Ces vésicules renferment l'humeur secrétée par la paroi; dans cette humeur se trouvent des pierres auditives de structure cristalline : il y a ou bien une seule grosse pierre sphérique ou otolithe (Streptoneures cténobranches les plus spécialisés et un très petit nombre d'Opisthobranches) ou bien de nombreuses petites pierres, généralement ovoïdes, allongées, ou otoconies (dans les Aspidobranches, la généralité des Euthyneures et les Ténioglosses dialyneures). On rencontre aussi des otoconies et un otolithe chez certains Cérithes, *Turritella*, *Doto*, *Oncidium*. Les éléments neuroépithéliaux sont réunis en une macula acustica, en face du nerf otocystique, dans les otocystes chez Hétéropodes.

Ces organes sont situés dans le pied chez les espèces reptatrices, au voisinage des centres pédieux (fig. 62); dans les formes devenues nageuses : Hétéropodes, *Phyllirhoe*, *Glaucus*, ils ont une tendance à se rapprocher des centres cérébraux (fig. 64), ainsi du reste que dans la généralité de Nudibranches (fig. 75). L'innervation en est toujours cérébrale d'ailleurs (fig. 68, XVII). *Vermetus* adulte et *Janthina* manquent d'otocystes.

F. *Organes visuels*. — *a*) Deux *yeux céphaliques* symétriques sont présents chez presque tous les Gastropodes; ils sont situés à la base des tentacules (de la seconde paire chez les Euthyneures basommatophores et Opistobranches : souvent fort enfoncés dans les téguments chez ces derniers). Chez les Streptoneures, ces yeux sont habituellement portés sur un tubercule, à la base extérieure du tentacule; ce tubercule s'accolant alors au tentacule, il en résulte de nombreux exemples d'yeux paraissant placés vers la mi hauteur de ces derniers : *Modulus*, certains Cérithes (*Potamides*), *Cypræa*, beaucoup de Rhachiglosses, certains *Conus* et *Pleurotoma* (et parmi ces derniers, très près du sommet dans *Drillia* et *Clavatula*). Le tubercule oculaire est plus développé que le tentacule y accolé chez les *Strombidæ* (fig. 25) et le tentacule avortant, l'œil paraît situé au sommet (*Terebellum*). Il est également au sommet dans *Cerithidea*, *Assiminea* et chez les Pulmonés Stylommatophores adultes (pendant le développement, il y est moins près du sommet).

L'œil est essentiellement constitué par une rétine ou invagination

de l'épithélium tégumentaire, dans laquelle se distinguent des cellules sensorielles et pigmentées : les premières (rétinophores) sont incolores, très rétrécies à leur extrémité libre et en continuité par leur extrémité opposée, avec des prolongements de fibres nerveuses; les secondes (rétinules) ont l'extrémité libre très élargie et entourent les premières. Ces deux sortes de cellules, provenant de la différenciation de cellules épithéliales normales peuvent n'avoir pas toujours leurs caractères aussi nettement tranchés, et passer insensiblement de l'une à l'autre; les cellules incolores peuvent même paraître manquer dans les yeux très enfoncés de certains Opisthobranches.

L'organe visuel se complète par des parties accessoires, de nature cuticulaire, secrétées par l'épithélium rétinien et d'autant plus distinctes l'une de l'autre que l'œil est plus spécialisé. Ce sont : α) la couche *rétinidienne* ou des bâtonnets, qui coiffe les cellules épithéliales; ces bâtonnets, encore peu développés dans les Aspidobranches (fig. 31), le sont au plus haut degré chez certains Cténobranches Rhachiglosses (*Strombidæ*) et chez les Hétéropodes (fig. 65, 66). (Dans ces derniers, ils sont disposés en sillons perpendiculairement à l'axe optique de l'œil; une disposition analogue se voit dans *Gastropteron*.) β) Les corps réfringents : le cristallin, de forme sphéroïdale, à couches concentriques, ne remplit pas entièrement la cavité de l'œil; il est entouré d'une substance cuticulaire moins dense, le corps vitré.

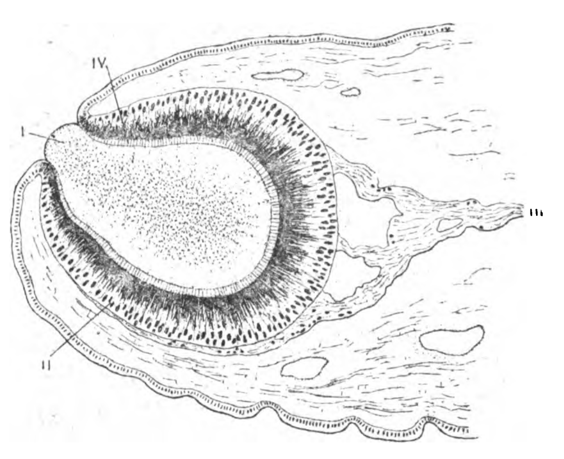


Fig. 31. — Coupe axiale de l'œil de *Trochus umbilicaris*, × 90. I, cristallin; II, rétine; III, nerf optique; IV, couche rétinidienne (bâtonnets).

Dans son état le plus archaïque, l'organe visuel ne se compose que d'une invagination entièrement rétinienne ou pigmentée, largement ouverte, dont les cellules sont recouvertes d'une couche de bâtonnets; mais le cristallin et le corps vitré manquent totalement (Docoglosses). Les bords de l'invagination se rapprochant, il se forme une cavité

oculaire à paroi entièrement pigmentée, conservant une petite ouverture extérieure, par laquelle l'eau baigne le cristallin (certains Rhipidoglosses : *Haliotidæ*, *Trochidæ* (fig. 31), *Stomatiidæ*, *Delphinulidæ*). L'ouverture de la cavité oculaire venant à se fermer, le cristallin se trouve recouvert par deux couches épithéliales transparentes, superposées : α) la cornée intérieure ou pellucida, très peu étendue, continuation de la rétine, et formant avec celle-ci la paroi intérieure de la sphère oculaire, et β) la cornée externe ou proprement dite, superficielle, continue avec l'épithélium tégumentaire (Rhipidoglosses, moins les familles précitées). La conformation de l'œil dans la majorité des Gastropodes est assez semblable à celle de ces Rhipidoglosses, avec cette différence que la pellucida y est plus étendue et la rétine pigmentée proportionnellement moins. Cette dernière devient de moins en moins étendue à mesure que l'œil se spécialise (Hétéropodes, fig. 65, 66) ou cesse de fonctionner (*Guivillea*, abyssal). Au-dessus de la pellucida, il y a souvent une lacune sanguine (exemple : *Dolium*, Hétéropodes, Élysiens, Basommatophores). Les Gastropodes aquatiques ne voient pas la forme des objets, tandis que les terrestres la perçoivent à un ou deux millimètres.

L'œil céphalique se rudimente en s'enfonçant dans les téguments (tout en restant pigmenté, mais en diminuant de volume) chez les divers fouisseurs : quelques *Naticidæ* (*Natica Alderi*, *Amaura*, etc), Bulléens (*Scaphander*, *Philine*, *Doridium*, *Gastropteron*, etc.), les *Pleurobranchidæ* et beaucoup de Nudibranches (dépourvus de coquille protectrice), *Siphonaria*, *Auricula Midæ* et *Judæ;* ou bien restant superficiel, par la disparition du pigment rétinien, dans les espèces vivant hors de l'atteinte de la lumière : *Guivillea* (absysal), *Bithynella pellucida* (eaux souterraines).

Par exagération de l'état ci-dessus, l'œil manque à l'état adulte, lorsqu'il y a absence de fonctionnement :

Chez les Fouisseurs (divers *Naticidæ*, certains *Terebra*, des *Olividæ* (*Olivella*, *Agaronia*, *Ancillaria*), certains *Marginella*, *Bullia;*

Chez des Pulmonés souterrains : *Cæcilianella*, *Helix hauffeni;*

Chez des Streptoneures abyssaux : *Lepeta*, *Propilidium*, des *Puncturella*, *Cocculina*, un *Eulima*, *Choristes*, *Oocorys*, des *Fossarus*, *Addisonia*, un *Chrysodomus*, un *Pleurotoma*, et chez un Opisthobranche abyssal, *Gonieolis ;*

Chez des parasites internes : un *Eulima*, *Entoconcha*, *Entocolax*.

b) *Yeux dorsaux* (*palléaux*). — Certaines espèces de Onchidiidæ,

possèdent, outre les yeux céphaliques, de nombreux yeux situés sur des tubercules dorsaux. Ces organes sont caractérisés par leur nerf optique traversant la rétine (comme dans les Vertébrés) et par le renversement des cellules rétiniennes, dont l'extrémité libre est dirigée vers l'intérieur du corps (fig. 32). La cavité oculaire est remplie par un cristallin formé de quelques grosses cellules transparentes.

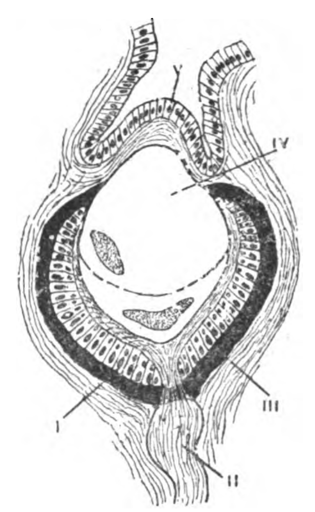


Fig. 32. — Coupe axiale de l'œil de *Onchidium*, grossi; d'après SEMPER. I, rétine; II, nerf optique; III, pigment; IV, cellules du cristallin; V, cornée extérieure.

3. **Système digestif.** — 1° *Intestin antérieur.* — L'ouverture de la cavité buccale est normalement à l'extrémité antérieure de la tête : celle-ci forme le plus souvent un mufle légèrement réfléchi vers le bas (fig. 58). Mais dans bien des cas, cette ouverture est reportée en arrière, par le développement d'une invagination des téguments préoraux : ce qui donne naissance à une « bouche » apparente, non équivalente à la bouche morphologique. Celle-ci n'est alors ramenée à l'extrémité antérieure que par la dévagination de cet enfoncement tégumentaire qui forme ainsi une « trompe ». Cette trompe exsertile est intérieurement doublée, durant l'évagination, par l'œsophage qui lui fait suite pendant l'invagination : c'est là la trompe pleurecbolique des *Cypræidæ*, *Naticidæ*, *Lamellariidæ*, *Scalariidæ*, *Solariidæ*, *Vermetus*, *Capulidæ*, *Calyptræidæ*, *Strombidæ*, *Chenopidæ*, parmi les Streptoneures, et de quelques Opisthobranches : *Doridium*, *Pleurobranchidæ*, *Aplysia*, Gymnosomes (fig. 41), *Doridopsidæ*. Cette trompe peut aussi ne pas se rétracter entièrement; pendant l'invagination, la paroi du tube digestif est alors repliée deux fois sur elle-même : c'est la trompe pleurembolique des Rhachiglosses (fig. 40), de certains Toxoglosses et des *Doliidæ*, *Cassididæ* et *Tritoniidæ* parmi les Ténioglosses proboscidifères.

Sur la face ventrale de cette trompe, se trouve, chez les *Naticidæ*, un disque glandulaire, servant à perforer les coquilles des Lamellibranches; dans les *Pneumonodermatidæ*, sur cette même face, il y a des ventouses, isolées, ou réunies sur deux lobes rétractiles (fig. 41, 73).

La bouche conduit dans la cavité buccale ou pharynx, premier renflement du tube digestif : c'est là que débouchent les glandes salivaires et que se trouvent les pièces cornées « manducatrices ». Le tout forme avec les masses musculaires appartenant à ces dernières, le bulbe buccal situé en arrière du collier nerveux œsophagien chez les formes les plus archaïques, en avant, chez les plus spécialisées. Le pharynx peut se dévaginer plus ou moins complètement chez des formes carnivores (comme, par exemple, *Glandina*, *Testacella*).

A. Les *pièces buccales cornées* sont de deux ordres : mandibulaires ou radulaires.

a) Les mandibules sont des épaississements cuticulaires solides, situés à la partie antérieure de la cavité buccale; chez la généralité des Streptoneures et de Opisthobranches, elles sont latérales et symétriques, lisses ou écailleuses, à bords généralement tranchants, quelquefois dentés. Dans les Rhachiglosses, ces mandibules deviennent rudimentaires.

Ces mandibules paires sont toujours nettement séparées l'une de l'autre. Cependant, chez *Natica*, elles se touchent dorsalement et chez *Lamellaria*, elles sont manifestement soudées ensemble par le côté dorsal, ne formant plus qu'une seule pièce. Il n'y a aussi qu'une mandibule dorsale, à bord inférieur tranchant, presque horizontal (assez souvent avec une saillie médiane), chez *Patella*, *Ægirus* (Doridien) et tous les Pulmonés (fig. 33). Deux épaississements cuticulaires accessoires symétriques droit et gauche, existent chez les Limnéens, parmi ces derniers.

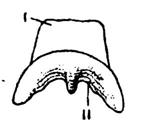


Fig. 33. — Mandibule de *Succinea putris*, grossie. I, lame d'insertion; II, bord tranchant.

Dans certains Aplysiens où les deux mandibules sont situées ventralement, il se forme sur le plafond de la cavité buccale, un revêtement d'épines cornées, dans certains cas divisées en deux groupes symétriques, enfoncés dans des invaginations formant des sacs exsertiles (Gymnosomes, fig. 41).

Les mandibules manquent : dans beaucoup de *Trochidæ*, *Neritina* et les *Helicinidæ*, *Cyclostoma*, *Entoconcha*, *Entocolax*, *Pyramidellidæ* et *Eulimidæ*, *Coralliophyllidæ*, Toxoglosses; Hétéropodes; *Actæon*, *Utriculus*, *Scaphander*, *Doridium*, *Lophocercidæ*, *Cymbuliopsis*, *Gleba*, *Clione*, *Umbrella*, *Doris*, Doridiens Porostomes, *Tethys*, Elysiens; *Gadinia*, *Amphibola*, et *Testacellidæ*.

b) La radule est un ruban formé de dents cornées, séparées mais

portées sur une membrane de support unique, secrété dans un cæcum ventral où il est presque entièrement contenu et dont l'extrémité antérieure vient s'étendre sur le plancher de la cavité buccale (fig. 34, VIII) : le « ruban lingual » s'y appuie sur un système de pièces cartilagineuses paires, munies de muscles pro- et rétracteurs (fig. 34), dont l'action a pour but de faire fonctionner la radule à peu près comme une rape, sur la proie.

Les dents sont secrétées au fond du cæcum (gaîne de la radula), seulement par un petit nombre de cellules matrices (fig. 34, V), en avant desquelles se trouve une rangée transversale secrétant la membrane basale de la radule. Ces dents sont disposées en rangées transversales ; le nombre des dents d'une rangée est constant pour une même espèce (il peut cependant varier avec l'âge, dans certains Aplysiens) et variable d'un groupe à l'autre ; il est généralement d'autant plus considérable que le groupe est moins spécialisé : ainsi, parmi les Streptoneures, les Rhipidoglosses ont, de part et d'autre de la dent médiane, des dents latérales très nombreuses ; les Ténioglosses et les Hétéropodes n'en ont que trois, les Rhachiglosses plus qu'une (fig. 35) ; parmi les Opisthobranches, une rangée transversale renferme beaucoup de dents chez les *Actæon* et les Pleurobranches ; elle n'en possède que trois chez les Ptéropodes Thécosomes, qu'une seule chez les Élysiens.

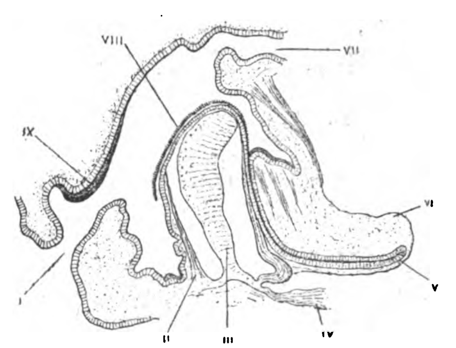


Fig. 34. — Coupe sagittale du bulbe buccal de *Helix nemoralis*, × 12 ; d'après Rössler. I, ouverture buccale ; II, protracteur de la radule ; III, cartilage ; IV, rétracteur de la radule ; V, cellules matrices ; VI, gaine de la radule ; VII, œsophage ; VIII, radule ; IX, mandibule.

La forme des dents varie également d'un groupe à l'autre, et peut aider, avec leur nombre, à caractériser des subdivisions (surtout parmi les Streptoneures), étant constante dans une espèce déterminée : cependant, il arrive parfois qu'elle varie un peu suivant les individus, par exemple dans les *Buccinidæ ;* et des groupes assez différents peuvent aussi montrer une forme analogue des dents de la radule. D'autre part, on constate aussi que le nombre de dents (d'une rangée transversale) varie dans tous les groupes fondés sur ce caractère : chez les Ténioglosses, dont la formule est 2.1 . 1 : 1.2, les deux

marginales manquent dans *Lamellaria* et *Jeffreysia ;* il y a au contraire plus de deux marginales dans *Triforis*, certains *Turritella Struthiolaria ;* et un nombre encore plus grand de dents (sans médiane) chez les *Solarium*, *Scalaria* et *Janthina*; dans le Rhachiglosses, caractérisés par la formule 1 . 1 . 1 (fig. 35), la dent centrale manque chez *Halia*, et les latérales chez certains *Harpa*, *Mitridæ*, *Volutidæ* et chez les *Marginellidæ ;* enfin, bien que la formule des Toxoglosses soit : 1 . 0 . 1, il y a une dent centrale, et plus d'une latérale dans divers *Pleurotomatidæ*.

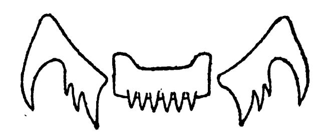


Fig. 35. — Une rangée transversale de la radule de *Buccinum undatum*, × 45.

Les dents d'une rangée transversale sont symétriquement disposées de part et d'autre d'une dent centrale appelée médiane ; toutes les dents latérales sont généralement pareilles entre elles chez les Euthyneures ; mais, dans les Streptoneures, lorsqu'il y en a plus d'une de chaque côté, elles forment deux groupes nettement tranchés, les plus voisines de la centrale différant de celles qui occupent les bords, « marginales » ou uncini.

Le nombre des rangées transversales successives varie aussi d'une espèce à l'autre ; il en résulte que le nombre total des dents de la radule est très différent d'une forme à l'autre : on peut en trouver seize seulement (une par rangée) dans certains Eolidiens et Élysiens ; douze mille cent chez *Limnæa stagnalis ;* vingt-et-un mille dans *Helix pomatia ;* vingt-six mille huit cents chez *Limax maximus ;* trente-six mille chez *Tritonia Hombergi* et jusque quarante mille dans certains *Helix* exotiques. Il s'ensuit aussi que la longueur du ruban lingual est très variable : elle est fort considérable dans *Cyclostoma*, *Patella* (fig. 57, où elle dépasse celle du corps), les *Littorinidæ*, où elle s'enroule en spirale, pour occuper moins de place et où elle peut atteindre jusqu'à sept fois la longeur du corps (*Tectarius*).

La radule manque dans les *Eulimidæ*, *Pyramidellidæ*, *Thyca*, *Entoconcha*, *Entocolax*, *Coralliophilidæ*, certains *Terebra*, *Tornatinidæ*, *Cymbuliopsis*, *Gleba*, *Doridiidæ*, *Doridopsis*, *Corambe*, *Phyllidia*, *Tethyidæ* (en général, dans les parasites et les suceurs).

En avant de l'éminence radulaire existe, sur le plancher de la cavité buccale, une papille, « organe subradulaire », à revêtement assez épais, surtout dans les formes archaïques (Rhipidoglosses).

B. Glandes buccales. — Dans divers Gastropodes, on observe des

glandes accumulées autour de l'ouverture buccale (des Bulléens et Nudibranches); chez beaucoup de Pulmonés stylommatophores (*Limax*, etc.), elles sont fort développées en forme de lobes appelés « organes de Semper » (fig. 68). Mais tous les Gastropodes (à de très rares exceptions) possèdent une paire de glandes débouchant dans la cavité buccale, de part et d'autre de la radula : ce sont les glandes salivaires proprement dites. Elles sont en grappe dans les Streptoneures Aspidobranches et beaucoup d'autres Gastropodes; elles sont en tubes, plus ou moins allongés (exemple : *Janthina*) ou en sacs (exemple : *Dolium*), chez des formes plus spécialisées.

Ces glandes, chez les Aspidobranches et les Ampullaires, ont leurs conduits très courts et débouchent en arrière du collier nerveux péri-œsophagien ; les deux masses glandulaires sont accolées et pourvues de quatre canaux, chez *Patella*. Les conduits sont plus longs et débouchent en avant du collier nerveux, que les glandes traversent, dans le plus grand nombre des Gastropodes : presque tous les Euthyneures (où les glandes sont fort postérieures chez les Pleurobranches) et les Platypodes Ténioglosses (à l'exception des *Natica* et de certaines *Calyptræa* et *Cerithium*, où les conduits sont trop courts pour traverser encore le collier). Enfin, dans les Platypodes Sténoglosses et les Hétéropodes, ces organes s'ouvrent en avant du collier, mais ne le traversent plus, passant en dehors lorsqu'ils sont assez longs pour y atteindre Ce sont ordinairement des glandes muqueuses, sans action digestive.

Les glandes salivaires sont fusionnées dans *Pyrula*, *Conus*, certains *Terebra*, *Umbrella*, certains *Limax*, *Helix*, *Physa*, etc. Les conduits présentent un renflement vers leur terminaison, chez divers Siphonostomes proboscidifères : *Dolium*, *Cassis*, *Triton*, chez *Voluta* et *Pleurobranchæa*. On observe une certaine asymétrie des deux glandes dans *Xenophorus* et quelques *Atlanta*.

Il existe deux paires de glandes voisines (paraissant résulter de la bifurcation d'une paire unique) chez *Janthina* et *Scalaria*, où elles ont la forme de tubes et traversent toutes le collier œsophagien. Il y a deux paires séparées — la seconde étant ventrale et antérieure par rapport à la paire normale, — dans divers Rhachiglosses : *Muricidæ*, *Trophon*, *Purpuridæ*, *Cancellariidæ*, *Haliidæ ;* cette seconde paire est antérieure au collier nerveux œsophagien sauf dans les deux premières familles; elle a souvent ses conduits fusionnés sur la ligne médiane. Plusieurs Opisthobranches à trompe ont aussi plus de deux

glandes salivaires : Doridiens porostomes (*Doridopsis*, *Phyllidiidæ*) où la seconde paire, ventrale, antérieure, a un conduit unique; *Pleurobranchœa*, où il y a une troisième glande dorsale médiane.

C. *L'œsophage* est généralement assez long et à parois plissées. Il présente fréquemment des dilatations sur son parcours : soit une sorte de « jabot » à parois minces (Hétéropodes, certains Opisthobranches et Pulmonés), soit quelquefois des renflements musculaires (*Murex*, fig. 36, *Doris*, etc.), soit le plus souvent, surtout chez les Streptoneures, des renflements glandulaires.

a) Dans la plupart des Aspidobranches, existent, comme chez les Chitons, des poches œsophagiennes antérieures, paires, à paroi interne papillaire; ces organes se rencontrent encore chez les *Littorina*.

b) Un renflement œsophagien plissé se trouve chez les Trochoïdes et les *Littorina*; il est surtout très développé dans les *Naticidæ*, *Lamellariidæ* et *Cypræidæ*, où ses parois internes sont feuilletées. Vers le même endroit, les *Cassididæ* présentent un renflement séparé de l'œsophage, dans lequel il s'ouvre seulement par une fente.

Fig. 36. — Tube digestif de *Murex*, vu dorsalement, grossi; d'après Haller. I, conduit de la glande de Leiblein; II, œsophage; III, conduit du foie; IV, foie; V, estomac; VI, glande anale; VII, anus; VIII, glande de Leiblein; IX, jabot; X, glande salivaire· XI, radule; XII, bouche.

c) Une importante glande œsophagienne (glande de Leiblein), située vers le milieu de l'œsophage, se présente sous des formes diverses, dans tous les Sténoglosses (sauf les *Cancellaria*, *Harpidæ* et certains *Terebra*; elle est peu développée dans les *Fusidæ* et *Oliva*). Elle forme une masse glandulaire épaisse (dans *Murex*, par exemple : fig. 36, VIII), un long

cæcum à parois minces (Buccin), et, dans les Toxoglosses, une glande (dite « à venin »), dont le long conduit traverse le collier œsophagien (comme chez *Voluta*) et débouche dans la cavité buccale, ayant ainsi l'apparence d'une troisième glande salivaire. Cet organe forme, chez *Halia* et probablement *Marginella*, un siphon s'ouvrant dans l'œsophage par ses deux extrémités.

Parmi les Euthyneures, les Élysiens montrent un cæcum œsophagien et les *Lophocercidæ* un long appendice glandulaire.

2° *Intestin moyen*. — *A*. *L'estomac* est généralement ovoïde ou allongé; mais, par suite de la courbure du tube digestif, il prend souvent la forme d'un sac ou cæcum à la partie antérieure duquel s'ouvrent l'œsophage et l'intestin : parfois une cloison séparant ces deux derniers s'étend plus ou moins alors, dans l'estomac (*Littorina*). L'organe présente, d'un groupe à l'autre, une grande variabilité dans l'aspect de ses parois. Alors que celles-ci sont minces dans beaucoup de Streptoneures, elles présentent dans la région moyenne, chez un certain nombre d'Opisthobranches, des pièces masticatrices (dents, plaques) cornées et aiguës ou calcaires et aplaties, en nombre variable; cette région masticatrice est entourée extérieurement d'une couche musculaire, dans presque tous les Bulléens (y compris les Thécosomes : fig. 71, des Aplysiens, et certains Nudibranches Tritoniens : *Marionia*, *Scyllæa*, *Melibe*. L'anneau musculaire existe encore chez les *Auricula*, parmi les Pulmonés et se différencie chez les Limnéens, sous forme de deux saillies musculaires symétriques vers le milieu de l'estomac, partagé ainsi en trois régions. Dans d'autres cas, l'estomac est divisé transversalement par des étranglements (Aplysiens).

A la cavité stomacale s'adjoint parfois un cæcum généralement pylorique; par exemple chez *Haliotis*, *Turbinidæ* et des formes voisines (où il est spiralé), *Ampullaria*, la plupart des *Cavoliniidæ*, *Aplysia*, *Doris* et des genres voisins (où il est plissé intérieurement et a été appelé « pancréas »).

La paroi intérieure de l'estomac présente fréquemment un revêtement cuticulaire plus ou moins fort et étendu, surtout développé vers l'origine de l'intestin, ou même dans ce dernier, par exemple, chez *Paludina*, *Cyclostoma*, certains Pulmonés. Ce revêtement présente parfois une spécialisation consistant en une saillie cuticulaire plus ou moins longue, logée dans un cæcum stomacal et constituant un « stylet cristallin », ou un bâtonnet dans certaines parties de

l'intestin : chez divers Patelliens, *Fissurella* (au moins temporairement), *Trochus*, *Lithoglyphus*, *Bithynia* et des *Strombidæ* (*Pterocera*).

B. Le *foie*, ou organe actif de la digestion, est une grosse glande, entourant plus ou moins l'estomac, et divisée en lobes de nombre et de forme variables, suivant les groupes (assez souvent — et originairement — deux, inégaux, antérieur et postérieur). Il débouche ordinairement dans la partie postérieure de l'estomac ou initiale de l'intestin (*Haliotis*, *Limnæa*, etc), et même en partie dans l'œsophage terminal. Il y a deux conduits, ou plusieurs (*Fissurella*), rarement un, résultant de la fusion de deux (*Patella*, *Murex*, fig 36). Parfois des acini isolés existent sur les conduits (*Cyclostoma*). Dans certains cas, le foie recouvre tout l'estomac et s'y ouvre par des orifices multiples : divers Opisthobranches Tectibranches (Gymnosomes, *Gastropteron*). La forme extrême de spécialisation est la division de l'organe en tubes répandus dans la plus grande partie du corps et jusque dans des appendices extérieurs (certains Nudibranches : Éolidens, fig. 37), Élysiens, où les ramifications du foie se distribuent dans les papilles et expansions dorsales, mais se réduisent cependant chez *Phyllirhoe* (fig. 77) à quelques canaux.

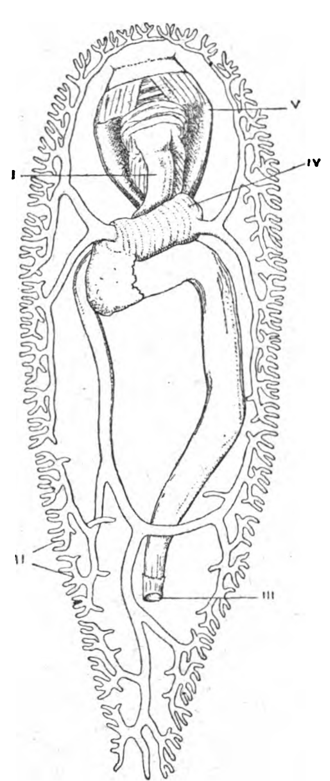


Fig. 37. — Tube digestif de *Janus cristatus*, vu dorsalement, × 4; d'après Hancock. I, œsophage; II, ramifications hépatiques ; III, anus; IV, estomac; V, bulbe buccal.

3°. — L'*intestin* proprement dit, parfois séparé de l'estomac par une sorte de valvule, est un tube cylindrique à calibre généralement uniforme, présentant dans sa partie initiale une saillie longitudinale fort marquée (raphé). Il est très long et enroulé dans les herbivores (exemple : *Patella*), court et souvent droit chez les carnassiers (exemple : *Murex*, fig. 36, *Buccinum*, fig. 56, *Janus*, fig. 37). Il traverse le ventricule dans la généralité des Rhipidoglosses, et le

péricarde chez *Paludina*, le rein chez les *Doliidæ*, *Cassididæ*, *Triton*, *Ranella*, *Arion*, etc. Dans sa portion rectale, débouche chez *Murex* (fig. 36), *Purpura* et les *Naticidæ*, une glande légèrement ramifiée, dite « glande anale ». L'anus débouche latéralement (à droite, sauf dans les formes sénestres) et plus ou moins en avant. Mais dans les formes qui ont perdu l'enroulement de la masse viscérale, la torsion du tube digestif disparaît souvent et l'intestin s'ouvre postérieurement (exemple : *Pterotrachea*, fig. 67, *Doridium*, *Pelta*, *Aplysia*, Doridiens, *Janus*, fig. 37, *Alderia*, *Limapontia*, *Testacella*, *Onchidium*, *Vaginulus*, fig. 84).

4. **Système circulatoire**. — 1° *Organe central*. — Le cœur est toujours situé dorsalement, dans le voisinage immédiat de l'appareif respiratoire. Symétrique et médian seulement dans les formes tout à fait archaïques (*Pleurotomaria*, *Fissurellidæ*), il est presque toujours latéral et antérieur, ne redevenant postérieur que par une spécialisation secondaire : *Pterotachea* (fig. 67), *Testacella*, *Oncidium*, *Peronia*, Doridiens (fig. 39), et reprenant chez ces derniers une symétrie apparente.

Il comprend toujours un ventricule ovoïde ou pyriforme, à parois très musculaires, et, dans les Rhipidoglosses (sauf les *Helicinidæ*) deux oreillettes qui ne sont symétriques que si le cœur est médian; chez les autres Rhipidoglosses, l'oreillette droite est plus petite et devient de plus en plus rudimentaire. Dans tous les autres Gastropodes, il n'y a qu'une seule oreillette, topographiquement gauche (fig. 53), généralement plus grande que le ventricule, à parois minces, transparentes, à fibres musculaires assez peu nombreuses. Le ventricule est traversé par le rectum dans les Rhipidoglosses (sauf les *Helicinidæ*), et il se trouve placé entre les deux oreillettes chez les plus archaïques d'entre eux; dans la plupart des Streptoneures, des Pulmonés et chez *Actæon*, *Limacina*, *Clio virgula* et *acicula* (Bulléens), il est en arrière de l'oreillette unique; parfois sur la même ligne transversale (quelques Opisthobranches : *Phyllirhoe*, fig. 77 et divers Hétéropodes); en avant, dans la plupart des Opisthobranches, les *Testacellidæ*, *Oncidiidæ*, *Firolidæ* (fig. 67) et quelques *Calyptræidæ*.

Le nombre des pulsations du ventricule ne dépasse guère cent par minute et ne descend pas au-dessous de trente, dans les individus adultes respirant normalement (la moyenne est de soixante, chez les

formes les plus facilement observables : Pulmonés, Nudibranches. Bulléens « Thécosomes », Hétéropodes).

2° *Vaisseaux.* — Du sommet du ventricule opposé à l'oreillette (du sommet postérieur chez les Rhipidoglosses à deux oreillettes) naît une aorte unique; à sa naissance se trouve parfois un bulbe artériel intrapéricardique (*Patella*, fig. 38, V, *Ampullaria*, *Natica*, Hétéropodes, fig. 64) ou extrapéricardique (*Siphonaria*), parfois une valvule (certains Hétéropodes, Thécosomes, Nudibranches). Les ramifications de l'aorte constituent un système artériel généralement bien développé dans tout le corps ; sur la paroi de ces troncs, on observe parfois des concrétions calcaires, dans le tissu conjonctif périvasculaire (certains Streptoneures, beaucoup de Pulmonés terrestres).

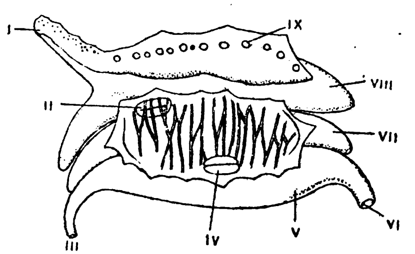


Fig. 38. — Cœur de *Patella*, le ventricule fendu suivant son grand axe, grossi ; d'après Wegmann. I, « veine branchiale »; II, valvule auriculo-ventriculaire ; III, aorte postérieure; IV, valvule séparant le ventricule et le bulbe aortique; V, bulbe aortique ; VI, aorte antérieure ; VII, ventricule avec pilliers musculaires intérieurs; VIII, oreillette; IX, orifices amenant dans l'oreillette le sang du plafond de la cavité palléale.

Ces artères sont continues avec un système de sinus interorganiques, sans paroi endothéliale, dans lesquelles les troncs artériels cessent parfois brusquement par des terminaisons contractiles (exemple : *Patella* et *Haliotis*, artère céphalique; Hétéropodes, artère pédieuse; Thécosomes, artère céphalique, etc.).

3° Le *sang* est généralement incolore; il est rouge chez les *Planorbis*, où le plasma renferme de l'hémoglobine. Dans un certain nombre de Gastropodes, il est légèrement bleuâtre, par suite de la présence d'hémocyanine; parfois il est coloré par du pigment d'origine étrangère (comme dans les huîtres vertes), exemple : *Fasciolaria*, où il est rouge violacé. Les corpuscules sont des amibocytes. Une glande sanguine différenciée existe dans divers Opisthobranches : Bulléens, Pleurobranches, Doridiens (fig. 39), en général plus ou moins en avant du cœur, sur l'aorte; chez un certain nombre de Streptoneures Platypodes, cet organe est constitué par un sinus voisin du rein, communiquant avec l'oreillette, et rempli de tissu conjonctif cytogène.

4° La *respiration* des Gastropodes est originairement et générale-

ment aquatique ; elle a alors pour organe une paire d'expansions du manteau, ou cténidies, situées dans la cavité palléale ; chacune de ces cténidies est semblable et homologue à une branchie de *Chiton* (fig. 4), *Nautilus* (fig. 142), *Nucula* (fig. 3) ; mais il n'en persiste le plus souvent qu'une seule (fig. 27, 40, 41, 55, 59, 61, 64, 67, 72, 74).

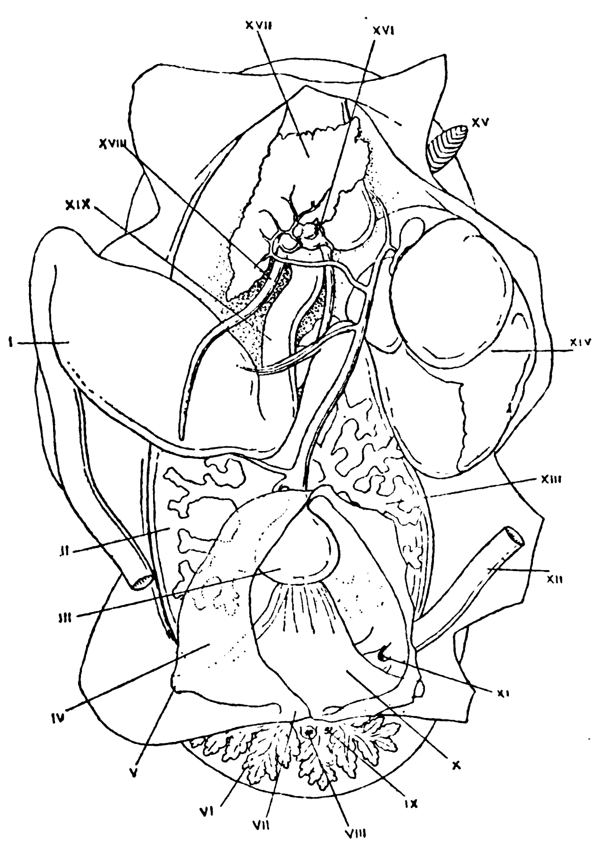


Fig. 39. — *Doris pilosa*, ouvert dorsalement ; d'après Hancock. I, estomac ; II, foie ; III, ventricule ; IV, péricarde ouvert ; V, veine palléale ; VI, branchie ; VII, veine branchiale ; VIII, anus ; IX, orifice rénal ; X, oreillette ; XI, orifice réno-péricardique ; XII, intestin ; XIII, rein ; XIV, glandes génitales annexes ; XV, tentacule ; XVI, centres nerveux ; XVII, glande sanguine ; XVIII, glande salivaire ; XIX, œsophage.

A. Nombre des cténidies et de leurs rangées de pectinations. — Il y a une paire de cténidies chez les Rhipidoglosses les plus archaïques : *Pleurotomariidæ*, *Fissurellidæ*, *Haliotidæ ;* dans les deux premières familles, ces deux organes sont égaux ; chez les *Haliotidæ*, celui qui est topographiquement gauche est plus grand que le droit. Dans les autres Anisopleures, il n'y a qu'une cténidie, correspondant à la gauche des dibranchiés ci-dessus.

Chaque cténidie est pourvue de filaments respiratoires aplatis, disposés perpendiculairement à l'axe branchial ; il y en a deux rangées, une sur chaque face de ce dernier, dans tous les Aspidobranches mono- ou dibranchiés, dans *Valvata* et les Tectibranches. Chaque cténidie est alors libre à son extrémité distale, sur une longueur plus

ou moins grande ; ces deux rangées de filaments respiratoires sont égales dans les dibranchiés, *Acmæa*, *Valvata* et les Tectibranches. Dans les Aspidobranches monobranchiés (*Acmæa* excepté), la rangée dorsale (entre l'axe et le manteau) est fort réduite et, dans le reste des Anisopleures cténidiés, cette rangée à disparu : la branchie est attachée au manteau sur toute sa longueur (fig. 40). Chaque filament est uni (dans le plus grand nombre des cas) ou plissé, à surface feuilletée chez *Janthina* et les Tectibranches. Chacun est une simple saillie tégumentaire lacunaire, sans revêtement endothélial intérieur La paroi de sa cavité sanguine est formée de tissu conjonctif; celui-ci est condensé et compacte le long du bord, surtout au côté ventral du filament; la cavité de ce dernier est traversée de trabécules musculaires qui peuvent en produire la contraction.

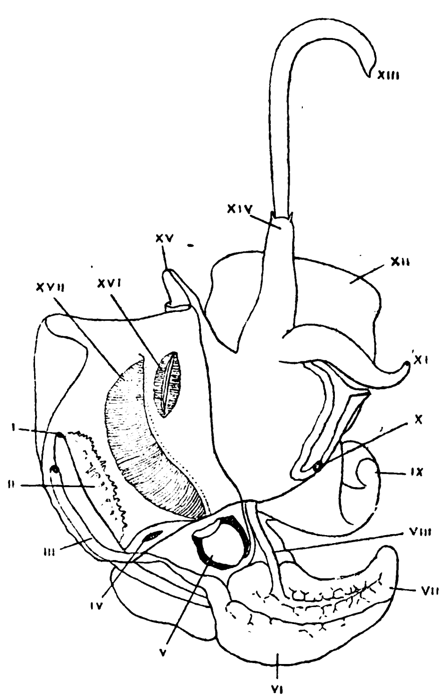


Fig. 40. — *Semifusus tuba*, mâle, sans sa coquille, le manteau ouvert suivant le côté droit; d'après Souleyet. I, anus; II, glande hypobranchiale; III, spermiducte; IV, orifice extérieur du rein: V, cœur dans le péricarde ouvert; VI, testicule; VII, foie; VIII, tube digestif; IX, muscle columellaire; X, spermiducte coupé par la section du manteau; XI, pénis; XII, pied; XIII, extrémité de la trompe; XIV, tête; XV, siphon; XVI, osphradium, XVII, cténidie.

B. Respiration palléale aquatique accessoire dans les Gastropodes monocténidiés. — Il est un certain nombre de cas où le sang hématosé qui entre dans l'oreillette ne provient pas seulement des branchies cténidiales : il en arrive aussi, alors, en quantité plus ou moins grande, de diverses autres parties du manteau; ou bien, si ce dernier a disparu comme organe conchifère, de l'enveloppe dorsale du corps, agissant alors comme organe respiratoire accessoire, exemple : *Acmæidæ*, Hétéropodes, *Pleurobranchidæ* et *Pneumonodermatidæ*. Dans les *Pleurobranchidæ*, Hétéropodes et certains *Acmæidæ*, le manteau ne présente

pas encore de formations respiratoires secondaires; mais chez d'autres *Acmœidæ* (*Scurria*, etc.) et les *Pneumonodermatidæ* (fig. 41, VII), il y a coexistence du ctenidium (branchie proprement dite) et d'organes respiratoires secondaires ou « branchies palléales ».

C. Disparition du ctenidium dans des Gastropodes à respiration aquatique. — Le ctenidium s'atrophiant et disparaissant, le manteau reprend à lui seul le rôle respiratoire qui s'était spécialisé antérieurement dans la branchie cténidiale. On peut alors encore, trouver deux cas :

a) Celui où existent des formations « branchiales », de forme et de situation variées, non homologues au ctenidium : à la face intérieure du manteau des Patelliens (fig. 57), à la face externe : la plupart des Nudibranches, *Clionopsis* et *Notobranchœa*.

b) Celui où ces conformations secondaires elles-mêmes ont disparu ou n'existent pas : *Lepetidæ*, *Dermatobranchus*, *Heterodoris*, Élysiens (moins les *Hermæidæ*), *Phyllirhoe* (fig. 77), *Clionidæ*, *Halopsychidæ*.

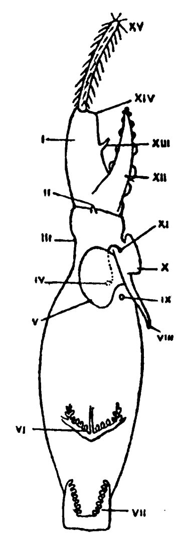


Fig. 41. — *Pneumonoderma*, vu du côté droit, la tête en haut, grossi. I, trompe dévaginée; II, tentacule antérieur; III, tentacule postérieur; IV, ouverture génitale hermaphrodite; V, nageoire; VI, cténidie; VII, « branchie » postérieure; VIII, lobe postérieur du pied; IX, cloaque réno-anal; X, bord latéral du pied; XI, orifice du pénis; XII, appendice acétabulifère; XIII, papille ventrale médiane de la trompe; XIV, point où se trouvent situées les mâchoires; XV, sac à crochets, dévaginé.

D. Respiration pulmonaire. — Diverses formes aquatiques cténidiées, riveraines, ont pris l'habitude de vivre, pendant un temps plus ou moins long, en dehors des atteintes de l'eau, exemples : divers *Littorina* (*rudis*, *neritoides*), *Cremnoconchus*, plusieurs *Cerithiidæ*, etc. Il s'y produit alors certaines modifications dans la conformation de la surface intérieure du manteau : les filaments branchiaux, souvent peu élevés, sont prolongés plus ou moins indéfiniment sur le côté droit de la face palléale intérieure, en arborisations vasculaires (*Cremnoconchus*) et finalement, le ctenidium disparaît même tout à fait (*Cerithidea obtusa*). Dans les Ampullaires, cette surface intérieure du manteau s'est dédoublée à gauche de la branchie, constituant une chambre pulmonaire : l'animal peut ainsi respirer dans l'eau ou hors de l'eau.

Chez beaucoup d'autres Gastropodes aériens, le ctenidium a disparu totalement et le plafond de la chambre palléale est parcouru par un riche réseau vasculaire, dans lequel le sang vient respirer. Les animaux ainsi conformés sont polyphylétiques, c'est-à-dire qu'ils appartiennent à plusieurs groupes différents : Rhipidoglosses : *Helicinidœ;* Ténioglosses, trois groupes : *Cyclophoridœ*, *Cyclostomatidœ*, *Aciculidœ;* Pulmonés proprement dits (terrestres et aquatiques). La chambre palléale constitue alors une cavité pulmonaire ou poumon (fig. 42), à la surface vascularisée duquel le sang, venant des diverses parties du corps, arrive, dans certains cas, par un sinus veineux péripulmonaire, plus ou moins annulaire. L'ouverture de la cavité pulmonaire (ou pneumostome) est fort rétrécie dans les Pulmonés proprement dits (fig. 42, II; 82, V; 83, VII); finalement, par réduction de la chambre palléale, ce poumon peut disparaître : *Onchidiidœ*.

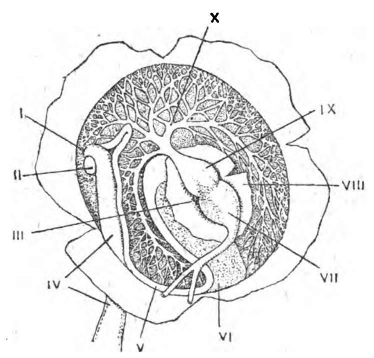


Fig. 42. — Plafond de la cavité palléale pulmonaire de *Limax*, vu ventralement, ×4; d'après Leidy. I, cloaque réno-anal; II, pneumostome; III, orifice réno-péricardique; IV, rectum; V, uretère; VI, rein; VII, ventricule; VIII, péricarde ouvert; IX, oreillette; X, ramifications de la veine pulmonaire.

E. Retour à la respiration aquatique chez certains Pulmonés et formation d'une branchie secondaire. — Dans un grand nombre de Gastropodes à poumon, il y a un retour plus ou moins complet aux habitudes aquatiques (Basommatophores ou Lymnéens); et, chez certains d'entre eux (*Amphibola*, *Siphonaria*, *Gadinia*, *Ancylus Moricandi*, Lymnées des lacs profonds) la cavité palléale pulmonaire, au lieu d'être remplie d'air, est même remplie d'eau (comme dans les embryons de Pulmonés aquatiques), ce qui constitue une réadaptation à la respiration aquatique. Il arrive alors que, vers l'ouverture ou dans l'intérieur de la cavité pulmonaire, se forment des expansions palléales, ou branchies secondaires : tels sont les appendices tégumentaires exsertiles, portant l'anus, des *Planorbis* (pavillons ou lobes respiratoires) à la surface desquels se voit une riche vascularisation; les « branchies » non pectinées des *Ancylus*, renfermant également le rectum, y correspondent. Enfin, chez *Siphonaria*, une longue branchie s'étend en travers du plafond de la cavité palléale, plus en arrière

que la branchie cténidiale des Gastropodes monobranchiés (fig. 82).

On peut donc résumer, par le tableau suivant, les différentes dispositions que présentent les appareils respiratoires des Gastropodes :

Respiration exclusivement cténidiale	bicténidiée	à deux cténidies égales			*Pleurotomariidæ*, *Fissurellidæ*
		à cténidie gauche plus grande			*Haliotidæ*.
	monocténidiée, à branchie	bipectinée	à deux peignes égaux	libre sur toute sa longueur	*Valvata*.
				libre à l'extrêmité	Tectibranches.
			à un peigne plus petit		Rhipidoglosses.
		monopectinée			Genéralité des Cténidiés.
Respiration cténidiale et palléale	sans branchie secondaire				*Pleurobranchidæ* et certains *Acmæidæ*.
	avec branchies secondaires				*Acmæidæ* et *Pneumonodermatidæ*.
	avec poumon				*Ampullaria*.
Respiration exclusivement palléale	aquatique proprement dite	sans branchie secondaire			*Lepetidæ*, Elysiens, *Phyllirhoe*, *Firoloida*, *Clione*, *Halopsyche*.
		avec branchies secondaires			Patelliens, Nudibranches, *Clionopsis*, *Notobranchæa*.
	exclusivement pulmonaire	à poumon aérien			Pulmonés, *Helicinidæ*, *Cyclophoridæ*, *Cyclostomatidæ*, *Aciculidæ*.
		à poumon « aquatique »			*Amphibola*, *Gadinia*, Limnées abyssales.
	pulmonaire avec branchie secondaire				*Siphonaria*.

5. **Système excréteur.** — 1° Les *reins*, originairement pairs, existent encore au nombre de deux dans tous les Scutibranches (sauf les Néritacés), et s'y ouvrent de part et d'autre de l'anus (fig. 57). Ils ne sont cependant plus symétriques dans aucun d'eux, le rein topographiquement gauche y étant rudimentaire; chez tous les autres Gastropodes, le rein topographiquement droit (qui chez les Aspidobranches *Haliotis* et *Trochus* est déjà sans communication péricardique) n'existe plus (dans *Paludina*, on retrouve, pendant le développement, les deux reins, mais le rein topographiquement droit disparaît).

Le rein est toujours un organe dorsal, situé dans le voisinage du péricarde, avec lequel il communique par un orifice cilié. Il s'ouvre directement au dehors dans le voisinage de l'anus (fig. 39, 55, 57), (sauf de rares cas : *Janus*), parfois même dans un cloaque commun : Gymnosomes (fig. 72) et certains Pulmonés (fig. 42). Son ouverture est portée sur une papille dans les Aspidobranches à deux reins (fig. 57) et est constituée par une simple fente chez la plupart des Opisthobranches et les Pectinibranches, excepté *Paludina* et *Valvata*. Dans ces derniers, il existe un uretère, débouchant au bord du manteau; la même disposition se rencontre dans les Pulmonés où l'uretère est surtout long chez les Stylommatophores (fig. 42, V), dans lesquels il débouche avec l'anus.

Dans la disposition la plus simple, le rein est un sac à paroi épithéliale secrétante. Par le plissement de cette paroi, la cavité se subdivise et l'organe prend une texture alvéolaire et spongieuse; mais dans diverses formes pélagiques, il redevient un organe tubuliforme transparent (Hétéropodes, fig. 64; certains Ptéropodes; *Phyllirhoe*, fig. 77). Il forme une masse sans saillies extérieures (divisée pourtant en deux lobes dans la généralité des Sténoglosses et quelques Ténioglosses : *Ampullaria*, *Cypræa*), sauf chez la grande majorité des Nudibranches (fig. 39, XII), où il s'étend entre les organes de presque tout le corps.

Outre son rôle excréteur, le rein peut encore jouer celui d'organe vecteur des produits génitaux; c'est le cas pour le rein droit de tous les Aspidobranches (moins les Néritacés), exemple : *Haliotis*, où la glande génitale s'ouvre dans le rein par une large fente et *Fissurella* où elle y débouche par une papille, non loin de l'orifice extérieur du rein.

2° Les *glandes péricardiques* se trouvent situées chez les Aspido-

branches et *Valvata*, sur la paroi extérieure des oreillettes. Ailleurs, elles sont localisées sur la paroi intérieure du péricarde : quelques Pectinibranches (*Littorina*, *Cyclostoma*) et certains Opisthobranches (Pleurobranches, Nudibranches) ou sur l'origine (intrapéricardique) de l'aorte : Aplysiens.

6. Système reproducteur. — Les Gastropodes dioïques sont tous les Streptoneures, à l'exception des genres *Valvata*, *Marsenina*, *Onchidiopsis* et *Entoconcha*. Les Gastropodes hermaphrodites sont tous les Euthyneures et les quatre genres précités de Streptoneures.

1° *Dioïques.* — Le dimorphisme sexuel est généralement peu marqué; les mâles ne se reconnaissent extérieurement qu'à leur pénis lorsqu'il existe : cependant, leur taille est souvent plus petite que celle des femelles (exemple : Rhipidoglosses, *Littorina*, etc.) et leur forme plus élancée; en outre, on trouve parfois des différences sexuelles dans l'ouverture de la coquille (*Littorina obtusata*), l'opercule (certains Cérithes), les dents de la radula (Nassacés).

La glande génitale est unique, généralement située au côté dorsal et au sommet de la masse viscérale. C'est une glande « en grappe », constituée de très nombreux acini, formant soit une masse compacte, soit des ramifications sur et dans le foie. Chez les Scutibranches (hormi les Néritacés), elle débouche dans le rein droit, qui transporte les produits génitaux au dehors. Dans les Néritacés et les Pectinibranches, la glande a toujours un orifice extérieur propre et presque toujours un conduit génital plus ou moins long (encore incomplètement fermé dans divers *Melaniidæ*, *Cerithiidæ*, *Turritellidæ*, *Vermetidæ*); ce conduit s'ouvre dans la cavité palléale, à droite de l'intestin, dans les deux sexes, chez les *Ampullariidæ* et chez les formes où le pénis manque encore (c'est-à-dire, outre les quatre familles qui sont citées plus haut : les *Capulidæ*, *Hipponycidæ*, *Janthinidæ*, *Solariidæ*). Partout ailleurs, le conduit mâle ou spermiducte diffère du conduit femelle ou oviducte par l'organe copulateur qui le termine. Ce spermiducte est alors originairement continué par un sillon ou gouttière séminale qui s'étend jusqu'à l'extrémité du pénis (sillon pouvant toutefois se fermer souvent en partie et ne rester ouvert que vers le pénis ou sur lui), exemples : un certain nombre de Ténioglosses . *Ampullaria*, *Littorinidæ*, *Modulidæ*, *Struthiolariidæ*, *Chenopidæ*. *Cassididæ*, *Doliidæ*, *Tritonidæ*, *Naticidæ*, *Cypræidæ*, *Calyptræidæ*, *Strombus*, fig. 25 ; quelques Sténoglosses : *Murex*, *Magilus*, *Voluta*,

Lyria, *Harpidæ*, *Terebra*, et tous les Hétéropodes, fig. 67. Ce spermiducte est entièrement fermé sur toute sa longueur, et le pénis creux (exemple : *Pyrula*, fig. 40) partout ailleurs, c'est-à-dire dans un certain nombre de Ténioglosses et presque tous les Sténoglosses.

Le pénis existe dans les Néritacés et tous les Pectinibranches, moins les quelques familles citées précédemment; dans ces dernières, l'accouplement est par conséquent impossible, comme chez les Aspidobranches. Le pénis n'existe plus qu'à l'état rudimentaire dans les formes devenues sédentaires (*Magilus*); ailleurs, il constitue une saillie bien développée, non invaginable, située à la partie antérieure du corps, au côté droit (sauf les cas de situs inversus). Suivant l'endroit où le spermiducte est venu se terminer, le pénis s'est développé aux dépens de la tête (exemple: Néritacés, *Paludina* [où il est une partie du tentacule droit]), du manteau (*Ampullariidæ*) et du pied (la généralité des cas). Il est parfois pourvu d'un fouet extérieur ou flagellum (exemple: presque tous les *Littorinidæ*, sauf *Cremnoconchus; Dolium*, et surtout *Hydrobia*, *Bithynia*, des *Naticidæ*, les *Lamellariidæ* et les Hétéropodes).

Les conduits génitaux des Gastropodes dioïques présentent rarement des organes annexes : il existe pourtant, dans certains cas, des glandes sur la paroi intérieure distale de l'ovaire (*Fissurella*), ou une région glandulaire à l'oviducte, parfois différenciée en glande albuminipare (*Ampullaria*, *Paludina*, *Naticidæ*, *Lamellariidæ*, *Calyptræidæ*, *Triton* et *Cassidaria*). Il y a une poche copulatrice (ou receptaculum seminis) dans les Néritacés, *Paludinidæ*, *Cyclostomatidæ* et Hétéropodes. *Ampullaria* et les Hétéropodes mâles ont aussi une vésicule séminale (fig. 64). Assez souvent, le pénis présente des glandes très marquées à sa surface (exemple: dans les *Littorinidæ*, *Cassis*, *Terebra*, etc., et les Hétéropodes).

2° *Hermaphrodites*. — La glande génitale a ordinairement la même situation et les mêmes rapports que celle des Streptoneures dioïques. Mais elle peut être encore plus divisée (exemple: quelques *Helix* [*exoleta*]; certains Nudibranches: *Phyllirhoe*, fig. 77, Elysiens). Elle a toujours un conduit à orifice extérieur propre, et un pénis, invaginable chez la généralité des Euthyneures. La glande diffère de celles des Streptoneures dioïques par la formation d'œufs et de spermatozoïdes chez le même individu. Dans la disposition la plus archaïque, les deux sortes de produits prennent naissance côte à côte: *Valvata*, la plupart des Tectibranches et des Pulmonés; une spécia-

lisation consiste dans la séparation d'acini mâles et femelles, ces derniers s'ouvrant dans les sacs spermatogènes : Pleurobranches, la plupart des Nudibranches (fig. 43), à l'exception des Elysiens. *Entoconcha*, seul (fig. 63), a des sacs, mâles et femelle, tout à fait séparés.

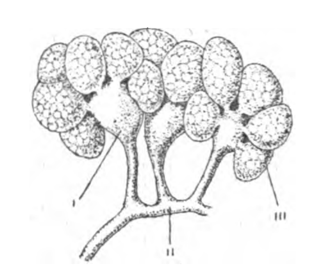


Fig. 43. — Trois lobes de la glande hermaphrodite de *Polycera ocellata*, grossis; d'après HANCOCK. I, cavité centrale, mâle; II, conduit hermaphrodite; III, acinus femelle.

Dans la disposition la plus simple, le conduit génital est hermaphrodite (spermoviducte) sur toute sa longueur, ou *monaule ;* il présente généralement alors, dans son intérieur, un repli longitudinal; l'orifice hermaphrodite est situé au côté droit, vers l'ouverture de la cavité palléale, et se trouve relié par une gouttière séminale au pénis placé plus en avant (exemple : Bulléens, y compris les Thécosomes, fig. 71 ; Aplysiens, y compris les Gymnosomes, fig. 41). Ce sillon venant à se fermer, par spécilisation, il en résulte que le conduit hermaphrodite se bifurque en un point et devient *diaule : Valvata* (fig. 44), *Pleurobranchidœ*, généralité des Nudibranches (sauf les Doridiens et la plupart des Elysiens), Pulmonés(fig. 45). Au point de bifurcation, les deux parties mâle et femelle sont séparées par une fente étroite ou un petit orifice, laissant passer seulement les spermatozoïdes (fig. 46).

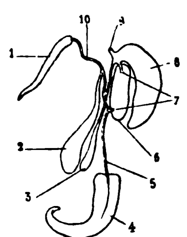


Fig. 44. — Organes génitaux de *Valvata piscinalis*, grossis; d'après BERNARD. 1, pénis; 2, prostate; 3, poche copulatrice; 4, glande hermaphrodite; 5, conduit hermaphrodite; 6, utérus; 7, conduit femelle; 8, glande albuminipare; 9, orifice femelle; 10, conduit mâle.

Les deux orifices, mâle et femelle, sont alors plus ou moins éloignés : *Valvata*, généralité des Basommatophores, *Onchidium*, *Vaginulus ;* ou rapprochés : généralité des Nudibranches; ou réunis dans un cloaque commun, Stylommatophores (fig. 45), *Siphonaria*. Le conduit femelle (comme le conduit hermaphrodite des Monaules) présente généralement, vers son orifice, une poche copulatrice, XIV (avec branche accessoire dans certains Pulmonés : *Helix aspersa*, etc.).

Une troisième différenciation des conduits génitaux se produit quand le conduit femelle se bifurque à son tour, par la séparation de la poche copulatrice, qui acquiert une ouver-

ture distincte et reste jointe à l'oviducte par son extrémité profonde : il y a ainsi deux orifices femelles extérieurs : un copulateur et un oviducal. Le conduit génital est alors trifurqué ou *triaule* (Doridiens, et la plupart des Élysiens, *Zonites arboreus* [Pulmoné]).

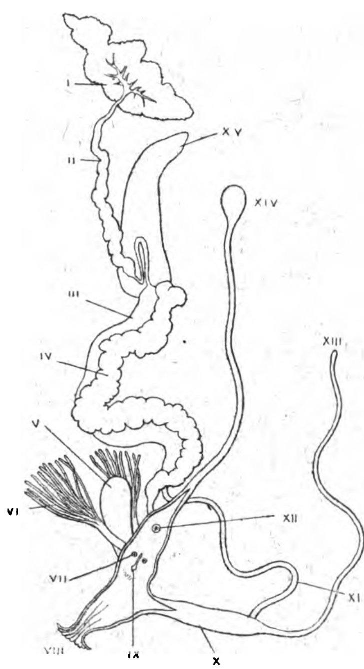


Fig. 45. — Organes génitaux de *Hélix pomatia,* le vestibule ouvert ; d'après GRATIOLET ; I, glande hermaphrodite; II, conduit hermaphrodite; III, partie utérine du spermiducte ; IV, oviducte glandulaire ; V, poche du dard ; VI, vésicules multifides ; VII, orifice de VI ; VIII, orifice génital commun ; IX, orifice de V ; X, pénis dans son fourreau; XI, spermiducte ; XII, orifice de l'oviducte dans le vestibule ; XIII, flagellum ; XIV, poche copulatrice ; XV, glande albuminipare.

Le pénis est toujours invaginable, céphalique chez les Pulmonés, pédieux chez la plupart des Opisthobranches ; il porte souvent un appendice chez les Monaules, et parfois des formations chitineuses : stylet unique (*Planorbis*, *Glaucus* et divers autres Nudibranches, où il est pourvu d'une poche spéciale dans plusieurs *Doris*) ; stylets multiples (certains autres Nudibranches).

Les Gastropodes hermaphrodites possèdent des organes génitaux annexes très nombreux et variés, outre la poche copulatrice susindiquée. Une glande « albuminipare » et une glande muqueuse « de la glaire » se trouvent sur les conduits monaules, généralement vers la terminaison. Dans les Diaules pulmonés, une glande albuminipare volumineuse existe sur la partie hermaphrodite (fig. 45) et une glande de la glaire sur la partie femelle des Basommatophores, correspondant aux glandes utérines (fig. 45) des Stylommatophores. Les Opisthobranches diaules et triaules ont aussi une glande de l'albumine et de la glaire voisines, sur la partie oviducale du conduit génital. La portion oviducale terminale des Stylommatophores montre encore un manchon glandulaire (*Zonites*) ou deux « vésicules multifides » à ramifications en nombre variable (fig. 45), et, débouchant entre elles deux, une poche spéciale, vraisemblablement vésicule multifide spécialisée (fig. 45, V).

dans laquelle se sécrète un dard calcaire acéré; avant l'accouplement, la poche du dard est dévaginée avec toute la partie terminale commune (vestibule) des organes génitaux, et le dard, caduc, vient piquer la peau du conjoint

La portion spermiducale présente parfois une glande prostatique allongée (divers Opisthobranches : Bulléens et Élysiens). Le pénis de certains Stylommatophores possède un long cæcum creux, le flagellum (fig. 45, XIII), dans lequel se sécrète le spermatophore ou capréolus, étui corné, mince, fermé à un bout, fendu à l'autre et enveloppant une certaine quantité de sperme (quand le flagellum manque, c'est la partie profonde du pénis qui produit ces étuis.) Ces appareils présentent parfois des denticulations et même des arborescences (fig. 47).

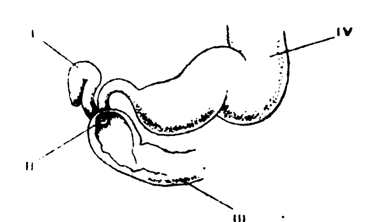
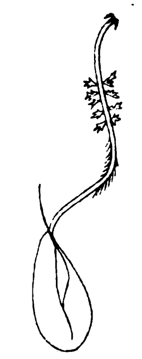


Fig. 46. — Point de bifurcation du conduit hermaphrodite de *Doris tuberculata*, grossi, d'après BAUDELOT. I, oviducte: II, orifice du conduit hermaphrodite dans le spermiducte; III, spermiducte; IV, conduit hermaphrodite.

La glande hermaphrodite n'expulse pas simultanément des œufs et des spermatozoïdes; la descente des œufs n'a lieu que pendant un temps très court après l'accouplement. Il y a, d'une façon générale, hermaphroditisme protandrique, les premiers produits mûrs étant des spermatozoïdes. Cet hermaphroditisme est insuffisant, l'union des deux individus étant nécessaire pour la fécondation. Il y a cependant des exemples de Pulmonés isolés dès leur naissance et ayant pondu des œufs qui se sont développés (*Zonites cellarius*, *Limnœa*).


Fig. 47. — Spermatophore de *Nanina Wallacei*, grossi; d'après PFEFFER.

3° La *fécondation* se fait par accouplement partout où existe un pénis (dans des formes sans pénis — par exemple *Patella*, — on peut réussir la fécondation artificielle); pendant l'acte, la verge s'enfonce dans la poche copulatrice, lorsqu'il y en a une, et y laisse le sperme qui fécondera les œufs à leur passage dans l'oviducte. Cet accouplement et la ponte consécutive se font à des saisons variées, depuis le premier printemps et même jusqu'en hiver (*Patella*, dans l'Océan).

Dans les Pulmonés à orifice génital commun (Stylommatophores),

les deux individus accouplés se fécondent réciproquement, jouant chacun le rôle de mâle et de femelle; il en est de même pour la plupart des Nudibranches. Chez les hermaphrodites à orifices génitaux plus ou moins éloignés, le même animal peut aussi remplir le rôle de mâle et de femelle, mais non simultanément, si ce n'est alors par rapport à deux individus différents formant avec lui une « chaîne » (exemple : Limnées, Aplysiens, etc.); l'accouplement de deux individus s'y fait comme chez les Gastropodes dioïques (fig. 48).

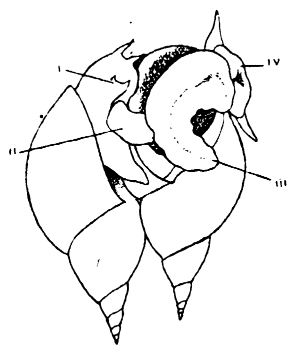


Fig. 48.— Deux *Limnæa stagnalis* accouplés, celui de gauche fonctionnant comme mâle; vus ventralement; d'apprès STIEBEL. I, tentacule; II, pénis; III, pied; IV, voile buccal (palpes).

Les œufs sont pondus ou se développent dans l'organisme maternel.

A. La *ponte* se fait peu de jours après l'accouplement (un jour seulement dans divers Nudibranches, parfois quinze jours chez certains *Helix*). Dans les formes qui ne s'accouplent pas, les œufs sont généralement pondus isolément, sans enveloppe protectrice accessoire (*Patella*, *Haliotis*); cependant, chez *Fissurella*, ils sont agglutinés dans une glaire. Ailleurs, la ponte affecte des formes très diverses : dans les Gastropodes aquatiques, surtout Euthyneures, les œufs sont généralement réunis dans une masse ou ruban gélatineux (Pulmonés basommatophores; Opisthobranches, où le ruban est plus ou moins enroulé; *Bithynia*, *Valvata*, Hétéropodes, etc.). Ailleurs, ils sont contenus, au nombre de plusieurs (sans cependant que tous se développent complètement) dans des coques dures et coriaces : chez les Rhachiglosses, où ces coques sont accolées les unes aux autres (*Buccinum, Fusus*, *Pyrula*) ou fixées côte à côte (*Purpura*, *Nassa*, *Murex*, fig. 49). Les coques de *Natica* forment, avec du sable agglutiné, un ruban corné; *Lamellaria* dépose ses œufs dans une sorte de nid creusé sur des Synascidies Divers Streptoneures fixent les leurs sur une partie de leur corps ou de leur coquille, et ceux-ci ne se développent que là : *Hipponycidæ*, *Capulidæ* (et *Calyptræa*), *Leptoconchus;* les *Janthina* ovipares (sous leur flotteur); *Vermetus*, sur la face intérieure de la coquille; *Nerita*, sur sa face externe.


Fig. 49. — Ponte de *Murex*.

Les Pulmonés stylommatophores pondent généralement des œufs isolés, à enveloppe glutineuse ou calcaire (exemple : certains *Helix*, *Testacella*, *Bulimus*, où ils dépassent parfois la grosseur d'œufs d'oiseau : 3 centimètres de longueur); *Succinea* enveloppe ses œufs d'une masse gélatineuse quand il les pond dans l'eau.

B. Les petits sortent vivants de la mère dans divers *Paludina*, *Littorina*, *Cymba*, *Janthina*, *Melania* et dans *Entoconcha*, parmi les Streptoneures, et chez certains *Clausilia*, *Pupa*, *Helix* indigènes, et divers Pulmonés exotiques (*Achatina*, un *Vitrina*, etc.).

7. **Développement.** — Pour ce qui concerne la segmentation, la formation des feuillets et des organes de l'adulte, voir les généralités sur les mollusques, pages 19 et suivantes. Pour le reste, il y a à distinguer, dans le développement des Gastropodes, des caractères particuliers de leurs organes embryonnaires : velum, cœurs et reins larvaires, des métamorphoses postlarvaires et la torsion qui se produit pendant le développement.

1° *Velum*. — Le cercle cilié locomoteur antéro-postérieur qui circonscrit l'aire apicale (exemple : *Patella*, fig. 8; *Paludina*, fig. 1 et 10; encore avec un flagellum en son milieu chez le premier) développe, en faisant saillie, un voile formé de deux lobes latéraux à bords ciliés (fig. 11); ces lobes peuvent à leur tour se diviser en deux (fig. 47) ou trois lobes secondaires (*Atlanta*, « *Ethella* »). Le voile est rudimentaire ou nul dans les Pulmonés — sauf *Gadinia* et *Onchidium* (il ne se développe qu'un peu sur les côtés, sans être continu, chez les Basommatophores) — et chez les Streptoneures vivipares. Le stade véligère est parfois prolongé chez des larves pélagiques, où le velum se conserve avec des lobes très longs, alors que la face plantaire du pied replateur est déjà bien développée (exemples : *Mac Gillivraya*, « *Agadina* », etc., formes larvaires spéciales de Streptoneures, qu'on a considérées comme des genres distincts).

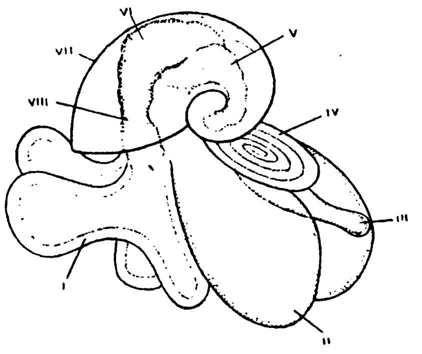


Fig. 50. — Larve de *Cymbulia Peroni*, × 30 environ; d'après Krohn. I, velum; II, nageoire; III, appendice postérieur du pied; IV, opercule; V, foie; VI, estomac; VII, coquille; VIII, œsophage.

2° Les *sinus contractiles* superficiels sont des portions de la paroi du corps, modifiées pour servir temporairement à faire circuler le fluide nutritif dans le système de cavités (reste du blastocèle) qui correspondent à celles de l'appareil circulatoire de l'adulte ; dans ces sinus se trouvent des éléments musculaires.

Ces organes, acquis dans le cours de l'ontogénie, se développent en des points différents ; il s'en trouve fréquemment un entre le pied et l'anus, en avant de la cavité palléale (*Helix*, *Bithynia*, *Vermetus*, *Nassa*, et presque tous les Gastropodes marins, y compris les « Ptéropodes », Hétéropodes et Nudibranches), qui se déplace avec elle (fig. 53, II), par le côté droit, vers la nuque, et finit par être partiellement dans l'intérieur de cette cavité. Ailleurs, il existe un sinus « voilier » dorsal (Basommatophores), ou une vésicule caudale (sinus pédieux postérieur : *Arion*, *Limax*).

3° Les *reins embryonnaires* pairs, symétriques et antérieurs, existent en arrière du velum, sur les côtés, chez divers Streptoneures (*Paludina*, *Bithynia*, où ils ont un orifice extérieur ; *Janthina*, Rhachiglosses), divers Nudibranches et les Pulmonés. Ces organes sont surtout bien connus dans ces derniers : ils y constituent (fig. 51) un canal ouvert aux deux extrémités ; ils débouchent antérieurement dans la cavité générale céphalopédieuse par un tube cilié, et possèdent une partie centrale, renflée, présentant des concrétions et un orifice externe au côté de la nuque.

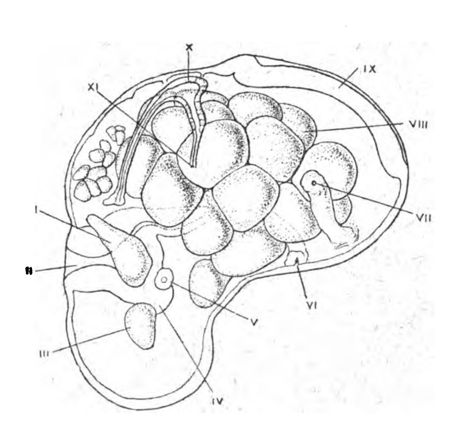


Fig. 51. — Embryon de *Planorbis contortus*, vu du côté gauche, × 150 ; d'après Fol. I, ganglion cérébral ; II, bouche ; III, ganglion pédieux ; IV, sac radulaire ; V, otocyste ; VI, anus ; VII, orifice extérieur du nephridium ; VIII, sac nourricier, ébauche du foie ; IX, bourrelet coquillier ; X, rein embryonnaire ; XI, son orifice extérieur.

4° *Métamorphoses postlarvaires*. — Le voile disparaît par résorption. L'opercule tombe dans divers cas, et la coquille également, chez les formes nues (fig. 24). Il est rare qu'il existe une seconde forme larvaire, après la disparition du voile et avant le passage à l'état adulte : c'est le cas pour les « Gymnosomes », où, avant le développement complet des nageoires (fig. 52 et 73), se for-

ment trois cercles ciliés transversaux, tous postérieurs à l'ouverture buccale : le premier constitué par des portions interrompues, le deuxième, vers le milieu du corps et le troisième vers l'extrémité aborale. Les deux cercles postérieurs (surtout le troisième) se conservent fort tard, parfois même chez l'adulte.

5º *Torsion et asymétrie d'organisation des Gastropodes*. — Jusqu'au stade trochosphère, la larve est strictement symétrique ; mais ultérieurement commence la torsion dont résulte l'*asymétrie caractéristique des Gastropodes adultes*. Le processus suivant lequel est produite cette torsion se rapporte, en dernière analyse, à un phénomène morphologique général dans l'embranchement des mollusques (Céphalopodes [fig. 119], Scaphopodes [fig. 86], divers Lamellibranches [fig. 115]) : torsion ventrale, dans le sens sagittal postéro-antérieur, dont le résultat est de rapprocher les deux extrémités du tube digestif. En effet, dans le développement, l'ouverture de la cavité palléale et l'anus, d'abord postérieurs, sont ramenés en avant, ventralement (fig. 53, III).

Fig. 52. — Larve de *Pneumonoderma*, grossi ; vu dorsalement. I, tentacule antérieur ; II, ganglion cérébral ; III, deuxième cercle ; IV, troisième cercle ; V, masse viscérale ; VI, premier cercle ; VII, bouche.

Pendant cette torsion ventrale se produit aussi l'enroulement du sac viscéral et de la coquille. Primitivement, cette dernière était en forme d'écuelle ; mais la torsion ventrale (rapprochant les deux extrémités) ayant donné à la masse viscérale et au manteau qui la recouvre la forme d'un dé à coudre ou d'un cône plus ou moins surbaissé, la coquille a pris également cette forme ; ensuite, elle s'est enroulée vers le dos ou en avant, c'est-à-dire que son enroulement est exogastrique, ainsi qu'on l'a constaté dans *Patella* et *Fissurella* (et cela concorde avec le sens de l'enroulement chez les autres mollusques sans torsion latérale, à coquille enroulée : *Nautilus*, où l'enroulement est aussi exogastrique). Mais, dans les Gastropodes adultes, cet enroule-

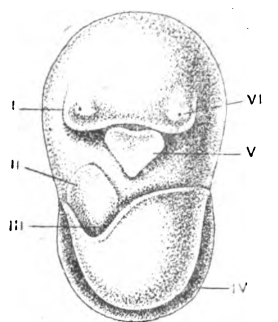


Fig. 53. — Embryon de *Vermetus*, vu ventralement, grossi ; d'après Salensky. I, velum ; II, cœur embryonnaire ; III, ouverture de la cavité palléale ; IV, coquille ; V, pied ; VI, œil.

ment devient secondairement ventral ou endogastrique, par suite d'une torsion latérale subsidiaire à la torsion ventrale primitive, celle-ci étant devenue insuffisante pour rapprocher les deux extrémités du tube digestif.

En effet, le développement en longueur du pied (primitivement petit, fig. 53) fait ultérieurement obstacle à ce rapprochement, puisqu'il tend à écarter de nouveau, de la tête, l'ouverture palléale avec les orifices anal, rénaux et les organes respiratoires. Ce rapprochement se fait donc forcément par une torsion *latérale*, dans un plan à peu près perpendiculaire à celui de la première.

Cette torsion latérale s'observe dans le développement : l'ouverture palléale y passe de la face postérieure ventrale au côté latéral droit (dans les espèces dextres), puis à la face antéro-dorsale (exemple, *Vermetus*, fig. 53). Donc, si l'animal a la bouche tournée vers l'observateur, cette torsion suit le mouvement des aiguilles d'une montre (fig. 54).

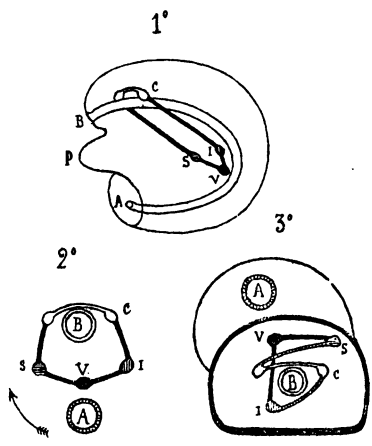


Fig. 54. — Schéma du phénomène de torsion des Gastropodes. 1° Embryon avant la torsion, vu du côté gauche; 2° le même vu ventralement; la flèche indique le sens de la torsion; 3° Gastropode après la torsion, vue orale. — Lettres communes : *A*, anus; *B*, bouche; *C*, ganglion cérébral; *I*, ganglion infra-intestinal; *P*, pied; *S*, ganglion supra-intestinal; *V*, ganglion abdominal.

Pendant cette torsion, il se produit nécessairement les changements suivants dans l'organisation originelle des Gastropodes :

A. — L'anus est transporté en avant, et les organes situés de part et d'autre de cet orifice exécutent un chassé-croisé : ceux qui étaient morphologiquement droits deviennent topographiquement gauches, et vice versa (dans des formes à spécialisation extrême de différents groupes, l'anus peut se reporter secondairement en arrière; il y a toujours alors, en même temps, réduction ou disparition du manteau et de la coquille et opisthobranchialisme : *Pterotrachea* [fig. 67], *Aplysia*, Doridiens [fig. 39], *Janus* [fig. 37], *Alderia*, *Limapontia*, *Testacella*, *Onchidium*, *Vaginulus* [fig. 84]).

B. — La commissure viscérale (sauf, si elle est raccourcie et presque entièrement contenue dans la région céphalique : Euthyneura)

est tordue (fig. 54, 3°), tout en restant à l'entour du tube digestif : sa moitié droite, avec son ganglion (*S*), passe dorsalement au tube digestif, vers le côté gauche, d'où le nom de *supra-intestinal* qu'ont reçu cette branche et son ganglion; tandis que la moitié gauche passe en dessous vers le côté droit, ce qu'exprime le nom *infra-intestinal* donné à cette partie de la commissure et à son centre (fig. 54, *I;* 55).

C. — L'enroulement du sac viscéral et de la coquille devient endogastrique : ces parties exécutent, en effet, une rotation de 180°. Or, la coquille et son contenu étaient d'abord à enroulement dorsal ou exogastrique; l'enroulement deviendra donc nécessairement ventral ou endogastrique (exemple : *Planorbis*). Mais cet enroulement ne reste pas dans un même plan, et la spire fait peu à peu saillie du côté originairement gauche, c'est-à-dire finalement et topographiquement droit, chez l'adulte.

Dans les formes à torsion dextre, l'enroulement est ainsi également dextre (dans le sens du mouvement des aiguilles d'une montre, si l'on regarde du côté de la spire) et n'est nullement la cause de cette torsion. Mais il peut changer dans les cas d'hyperstrophie. Cet enroulement de la masse viscérale et de la coquille peut disparaître chez l'adulte, en laissant la torsion inaltérée et produisant une symétrie *extérieure* secondaire.

D. — La symétrie d'organisation originelle disparaît : l'asymétrie qui se produit est en rapport, dans son sens, avec le sens de l'enroulement (sauf les cas d'hyperstrophie). L'anus ne reste pas au milieu de la cavité palléale et se porte plus à droite; les organes qui se trouvent dans la moitié topographiquement droite (morphologiquement et originairement gauche) s'atrophient (*Haliotis*) et disparaissent : l'asymétrie des Gastropodes a pour caractère essentiel l'atrophie ou la disparition de la moitié gauche (topographiquement droite) du complexe circumanal : cténidie, osphradium, glande hypobranchiale, rein. Il n'y a en effet, du côté topographiquement droit de l'anus, que l'orifice génital; mais celui-ci n'est pas un organe originel : primitivement, les glandes génitales s'ouvraient dans les reins; et, aussitôt que l'asymétrie commence, alors qu'il reste cependant encore deux reins, les produits génitaux débouchent seulement dans le rein droit (*Patella, Fissurella*, etc.). Par suite, ce rein ne peut disparaître entièrement et persiste partiellement sous forme de conduit génital. Ce dernier est le reste du rein topographiquement droit.

Une tendance à la détorsion s'observe dans les Opisthobranches et

Pulmonés : chez ceux à coquille et cavité palléale, celle-ci est ouverte plus en arrière, sur le côté (donc, elle n'est plus autant ramenée en avant), et la commissure viscérale n'est plus croisée (sauf chez *Actæon*), d'autant plus qu'elle est généralement raccourcie et ramenée entièrement dans la région céphalique. La détorsion est complète dans les Thécosomes droits : on y constate une torsion de 180° en sens inverse de la torsion originelle (de même valeur) des Gastropodes : torsion nouvelle dont résulte l'enroulement du conduit génital autour du tube digestif (fig. 71) et le retour de la cavité palléale au côté ventral.

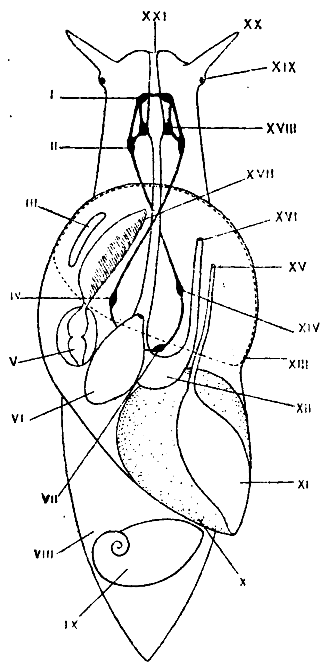


Fig. 55. — Schéma de l'organisation d'un Gastropode (spécialement d'un Streptoneure), vu dorsalement. I, ganglion cérébral; II, ganglion pleural; III, osphradium; IV, ganglion supra-intestinal; V, cœur dans le péricarde; VI, rein; VII, ganglion abdominal; VIII, pied; IX, opercule; X, foie; XI, glande génitale; XII, estomac; XIII, contour de la chambre palléale; XIV, ganglion infra-intestinal; XV, orifice génital; XVI, anus; XVII, branchie; XVIII, ganglion pédieux; XIX, œil; XX, tentacule; XXI, bouche.

8. **Définition générale.** — Les Gastropodes sont des mollusques à pied ventral, ordinairement reptateur, toujours caractérisés par leur asymétrie d'organisation; celle-ci consiste généralement :

1° Dans la disparition — ou au moins la réduction — de l'oreillette, de la branchie, de la glande hypobranchiale, de l'osphradium et du rein, morphologiquement gauches (mais topographiquement droits, par suite d'une torsion qui a ramené en avant l'ouverture de la cavité palléale, avec le complexe circumanal);

2° Dans l'ouverture, au côté droit, du rectum et du conduit génital (dans les cas de *situs inversus*, l'asymétrie est gauche).

II. — Éthologie.

Les Gastropodes sont essentiellement des animaux aquatiques; les plus archaïques sont marins; quelques formes sont spéciales aux eaux

saumâtres. Dans l'eau douce, il existe divers Streptoneures (certains *Neritidæ*, les *Ampullariidæ*, *Paludinidæ*, *Valvatidæ*, *Bithyniidæ*, *Hydrobiidæ;* certains *Cerithiidæ*, les *Melaniidæ*, *Cremnoconchus*, *Canidia*), et presque tout un groupe de Pulmonés (les Basommatophores). Enfin, les Pulmonés stylommatophores et certains Streptoneures (*Helicinidæ*, *Cyclophoridæ*, *Cyclostomatidæ*, *Aciculidæ*), sont terrestres.

On en connaît plus de dix-sept mille espèces actuelles, réparties sur toutes les régions de la terre : certaines formes marines vivent jusqu'à 5,000 mètres de profondeur; quelques Pulmonés se rencontrent vers 5,500 mètres au-dessus du niveau de la mer (Himalaya); des Gastropodes d'eau douce (*Hydrobiidæ*, Basommatophores) habitent jusqu'à 350 mètres sous la surface de certains lacs. La distribution géologique montre que ces animaux existaient déjà au commencement de l'époque paléozoïque (dans le cambrien).

Le régime alimentaire varie avec les groupes; généralement, le régime carnassier est une spécialisation, souvent accompagnée de la formation d'une trompe. Les Gastropodes sont rampeurs sur le fond, ou, dans une position renversée, sur le mucus que déposent à la surface de l'eau les glandes du sillon antérieur du pied; sauteurs (*Strombidæ*); nageurs (Hétéropodes; « Ptéropodes », *Phyllirhoe*, etc.). Certains d'entre eux sont sédentaires, à l'état adulte, fixés par la substance de leur coquille (*Vermetus*, *Magilus*, *Hipponyx*); d'autres sont parasites (d'une façon générale sur ou dans des Echinodermes) et appartiennent surtout à deux groupes : *a*) *Capulidæ*, parasites extérieurs (déjà à l'époque paléozoïque); *b*) *Eulimidæ*, *Pyramidellidæ* et *Entoconchidæ* (*Stylifer*, fig. 61; *Eulima* et *Entoconcha*, fig. 63, dans des Holothuries).

III. — Systématique.

La classe comprend deux sous-classes bien distinctes : *Streptoneura* et *Euthyneura*.

1re sous-classe : STREPTONEURA, Spengel.

Synonymie : *Prosobranchia*, Milne Edwards (*sens. lat.*); *Cochlides*, von Jhering.

Ce sont des Gastropodes normalement dioïques, caractérisés par leur commissure viscérale tordue en 8 et dont la moitié droite est

située au-dessus du tube digestif (*supra-intestinale*), la moitié gauche en-dessous (*infra-intestinale*) (fig. 2, 55, 56). Il arrive souvent que les ganglions pleuraux soient unis à la branche opposée de la commissure viscérale par une anastomose de leur nerf palléal (= dialyneurie) (fig. 56, VI) ou directement (par un connectif plus ou moins court) au ganglion placé sur cette branche (fig. 56) (= zygoneurie, plus fréquente et plus importante à droite : du ganglion pleural droit, XIX au ganglion infra-intestinal, VII).

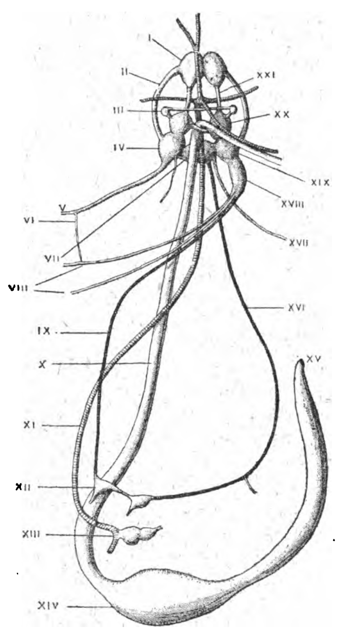


Fig. 56. — Système nerveux de *Buccinum undatum*, vu dorsalement, dans ses rapports avec les systèmes digestif et circulatoire; d'après BOUVIER. I, ganglion pédieux; II, connectif pleuro-pédieux; III, otocyste; IV, ganglion pleural; V, nerf palléal; VI, anastamose palléo-viscérale gauche; VII, ganglion infra-intestinal; VIII, nerfs branchiaux; IX, commissure viscérale (branche supra-intestinale); X, œsophage; XI, aorte; XII, ganglion abdominal; XIII, cœur; XIV, estomac; XV, anus; XVI, commissure viscérale (branche infra-intestinale); XVII, nerf palléal; XVIII, ganglion supra-intestinal; XIX, ganglion pleural droit; XX, glanglion cérébral droit; XXI, connectif cérébro-pédieux.

La tête porte une seule paire de tentacules. Lorsque la radula comprend plus d'une dent de chaque côté de la médiane, il y en a de plusieurs formes dans chaque rangée transversale. Le cœur est presque toujours en arrière de la branchie (fig. 40, 55).

Cette sous-classe renferme deux ordres : Aspidobranches et Pectinibranches.

1er ordre : **Aspidobranchia.**

Synonymie : *Diotocardes; Scutibranchia.*

Streptoneures à système nerveux peu concentré (fig. 2), dont les centres pédieux ont la forme de longs cordons ganglionnaires à la tête desquels les centres pleuraux sont accolés; les ganglions cérébraux, écartés l'un de l'autre, sont joints par une longue commissure, en avant de la masse buccale et des glandes salivaires; il existe une commissure cérébrale infra-œsophagienne « labiale » (fig. 2, XVI). L'osphradium est peu développé, situé sur le nerf branchial; l'otocyste renferme de

nombreuses pierres auditives (otoconies); l'œil est ouvert (fig. 31) ou fermé, avec une très petite cornée (*pellucida*).

La radula a des dents centrales multiples. Les cténidies existent presque toujours : elles sont bipectinées et libres distalement. Le plus souvent, les Aspidobranches présentent des restes bien marqués de la symétrie bilatérale : deux oreillettes et deux reins; ces derniers sont ouverts au dehors sur de courtes papilles. La glande génitale, sans organe accessoire, débouche dans le rein droit (sauf chez les Néritacés, où il n'y a plus qu'un rein, le gauche, à ouverture en forme de fente, et un orifice génital propre).

L'ordre *Aspidobranchia* comprend deux sous-ordres : *Docoglossa* et *Rhipidoglossa*.

1er sous-ordre : **Docoglossa.**

Synonymie : *Patelliens ; Hétérocardes.*

Le système nerveux (fig. 2) est sans dialyneurie (anastomose des ganglions pleuraux à la branche opposée de la commissure viscérale, par le nerf palléal); les yeux sont ouverts, sans cristallin; il y a deux osphradies, mais pas d'opercule ni de glandes hypobranchiales. La mandibule est impaire et dorsale; la radula est formée de dents en forme de poutres et a au maximum trois dents marginales de chaque côté; le cœur a une seule oreillette (fig. 38) et n'est pas traversé par le rectum, non plus que le péricarde. La masse viscérale est en forme de cône, sans tortillon.

Famille Acmæidæ.

Une branchie cténidiale (gauche) bipectinée, libre sur une très grande étendue.

Acmæa, Eschscholtz. Pas de branchies palléales : *A. virginea*, Müller; Océan Atlantique. — *Scurria*, Gray. Des branchies palléales; Océan Pacifique. — Le genre *Addisonia*, Dall, est probablement voisin.

Famille Patellidæ.

Pas de cténidies; des branchies palléales disposées en rangée circulaire entre le manteau et le pied.

Patella, Linné. Branchies palléales formant un cercle complet

(fig. 57) : *P. vulgata*, Linné; Océan Atlantique. — *Helcion*, Gray. Rangée de branchies palléales interrompue en avant : *H. pellucidum*, Linné; Océan Atlantique.

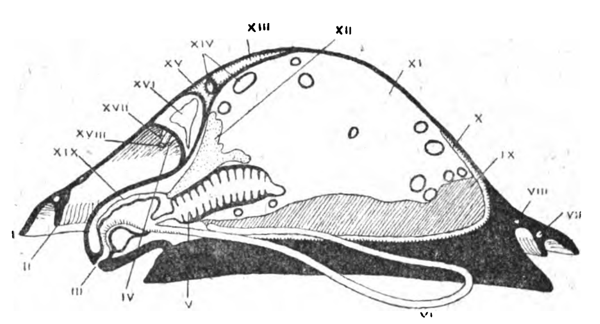


Fig. 57. — *Patella* coupé suivant le plan sagittal médian; d'après Lankester. I, bord du manteau; II, branchies palléales; III, orifice buccal; IV, orifice du rein gauche; V, œsophage; VI, radule; VII, conduit branchial efférent; VIII, conduit branchial afférent; IX, glande génitale; X, rein droit (partie inférieure); XI, foie, traversé par les circonvolutions intestinales; XII, glande salivaire; XIII, rein droit (partie dorsale); XIV, intestin; XV, rein gauche; XVI, cœur dans le péricarde; XVII, orifice du rein droit; XVIII, anus; XIX, conduit salivaire.

Famille Lepetidæ.

Pas de cténidies, ni de branchies palléales, ni d'yeux.

Lepeta, Gray : *L. cæca*, Müller; Océan Atlantique septentrional.

2^d sous-ordre : **Rhipidoglossa.**

Aspidobranches à système nerveux dialyneure (à anastomose palléo-viscérale); yeux à cristallin; un seul osphradium topographiquement gauche (sauf chez les formes à deux branchies); une ou deux glandes hypobranchiales. Mandibules latérales paires; radule à dents marginales très nombreuses, disposées en éventail. Un jabot, des glandes œsophagiennes et un cæcum stomacal (souvent spiral): cœur à deux oreillettes, traversé par le rectum (sauf dans les *Helicinidæ*, où ce dernier passe

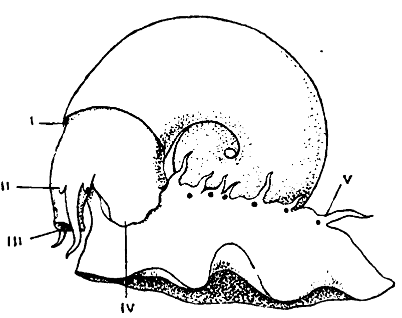


Fig. 58. — *Margarita grœnlandica*, sans sa coquille, vu du côté gauche, × 4. I, ouverture de la cavité palléale; II, palmette; III, ouverture buccale; IV, lobe antérieur de l'épipodium; V, tentacule épipodial.

seulement dans le péricarde et où il n'y a qu'une oreillette). Souvent, une saillie épipodiale de chaque côté du pied (fig. 58, V) et des palmettes (II) céphaliques entre les tentacules.

Famille Pleurotomariidæ.

Masse viscérale et coquille enroulée; manteau fendu en avant, sur la ligne médiane; deux branchies symétriques.

Pleurotomaria, Defrance. Épipodium sans tentacules: *P. quoyana*, Fischer et Bernardi; golfe du Mexique. — *Scissurella*, d'Orbigny. Épipodium pourvu de tentacules : *S. crispata*, Flemming; Océan Atlantique.

Famille Haliotidæ.

Spire de la masse viscérale et de la coquille très réduite; deux branchies, dont la droite est la plus petite; pas d'opercule.

Haliotis, Linné : *H. tuberculata*, Linné; Méditerranée.

Famille Fissurellidæ.

Masse viscérale et coquille coniques ; partie antérieure du manteau présentant sur la ligne une fente ou un trou; deux branchies symétriques.

Emarginula, Lamarck. Bord antérieur du manteau et de la coquille fendu : *E. fissura*, Linné; Océan Atlantique. — *Scutum*, Montfort. Manteau fendu en avant et recouvrant partiellement la coquille, qui n'a pas de fente en avant : *S. australe*, Lamarck; Océan Pacifique. — *Fissurella*, Bruguière. Manteau et coquille présentant un trou au sommet du cône viscéral : *F. græca*, Linné; Méditerranée. — *Puncturella*, Lowe. — *Pupillia*, Gray. — Les genres *Propilidium*, Forbes et Hanley, et *Cocculina*, Dall, sont voisins.

Famille Trochidæ.

Masse viscérale et coquille enroulées en spirale ; une seule branchie; yeux ouverts (fig. 31); opercule corné; palmettes entre les tentacules.

Trochus, Linné. Trois ou quatre tentacules épipodiaux sans tache pigmentée à la base : *T. magus*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Margarita*, Leach. Cinq à sept tentacules épipodiaux,

avec une tache pigmentée à leur base (fig. 58) : *M. grœnlandica*, Chemnitz ; Océan Atlantique septentrional.

Famille Stomatiidæ.

Spire de la masse viscérale et de la coquille très réduite ; une seule branchie.

Stomatella, Lamarck : *S. imbricata*, Lamarck ; Océan Pacifique. — *Gena*, Gray.

Famille Delphinulidæ.

Masse viscérale et coquille enroulées en spirale ; pas de palmettes céphaliques ; opercule corné.

Delphinula, Lamarck. Cinq tentacules épipodiaux : *D. laciniata*, Lamarck ; Océan Pacifique. — *Cyclostrema*, Marryat. Trois ou quatre tentacules épipodiaux : *C. serpuloides*, Montagu ; Océan Atlantique.

Famille Turbinidæ.

Masse viscérale et coquille enroulées en spirale ; des tentacules épipodiaux ; yeux fermés ; opercule calcaire.

Turbo, Linné. Spire courte : *T. rugosus*, Lamarck ; Méditerranée. — *Phasianella*, Lamarck. Spire allongée : *P. pulla*, Linné ; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Mölleria*, Jeffreys.

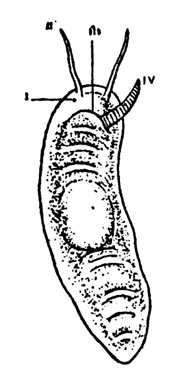


Fig. 59. — *Titiscania limacina*, vu dorsalement, × 4 ; d'après Bergh. I, œil ; II, tentacule ; III, ouverture de la cavité palléale ; IV, branchie.

Famille Neritidæ.

Epipodium peu développé, sans tentacules ; un pénis céphalique ; une branchie ; opercule calcaire.

Neritina, Lamarck : *N. fluviatilis*, Müller ; rivières d'Europe.

Famille Titiscaniidæ.

Ni coquille, ni opercule ; une branchie. *Titiscania*, Bergh (fig. 59) : *T. limacina*, Bergh ; Océan Pacifique.

Famille HELICINIDÆ.

Epipodium sans tentacules; pas de branchies; cavité palléale transformée en poumon; cœur à une seule oreillette, non traversé par le rectum. Animaux terrestres.

Hydrocena, Parreys : *H. catarroensis;* Dalmatie. — *Helicina*, Lamarck.

2[d] ordre : **Pectinibranchia.**

Synonymie : *Ctenobranchia; Monotocardia* (s. str.).

Streptoneures à système nerveux assez concentré, sans commissures labiale (sauf *Paludina* et *Ampullaria*); collier nerveux en arrière du bulbe buccal (sauf *Ampullaria*). Un seul osphradium souvent pectiné, fort différencié et indépendant. OEil toujours fermé, à cornée intérieure (pellucida) étendue.

Otocystes à otolithe (sauf *Paludina*, *Valvata*, *Ampullaria*, *Cyclophorus*, *Acicula*, certains *Cerithiidæ*, etc.). Radula à dent centrale unique ou absente.

Plus de trace de symétrie bilatérale dans les organes circulatoires, respiratoires et rénaux, la moitié topographiquement droite ayant disparu (fig. 55). Cœur à une seule oreillette (morphologiquement droite), non traversé par le rectum; une branchie monopectinée attachée au manteau sur toute sa longueur; un seul rein s'ouvrant directement par une fente (exceptionnellement par un uretère : *Paludina*, *Cyclophorus*, *Valvata*) et ne recevant jamais les produits génitaux; glande génitale à orifice propre; généralement un pénis.

Cet ordre comprend deux sous-ordres: Platypoda et Heteropoda; le second étant très spécialisé, on trouvera plus loin quelques mots sur son organisation particulière.

1[er] sous-ordre : **Platypoda.**

Pectinibranches normaux, rampeurs, peu modifiés. Chez eux, le pied est aplati ventralement, au moins en avant (*Strombidæ*); les otocystes sont dans le voisinage des ganglions pédieux. Rarement (*Paludina*, *Cyclostoma*, *Naticidæ*, *Calyptræidæ*, etc.) des organes accessoires sur les conduits génitaux. Généralement des mâchoires.

Famille Paludinidæ.

Branchie monopectinée; centres pédieux en forme de cordons glanglionnaires; rein à uretère.

Paludina, Lamarck : *P. vivipara*, Müller; rivières d'Europe.

Famille Cyclophoridæ.

Cavité palléale sans branchie et transformée en poumon; centres pédieux en forme de cordons ganglionnaires. Otocystes à otoconies.

Pomatias, Hartmann : *P. obscurum*, Draparnaud; Europe méridionale. — *Cyclophorus*, Montfort. — *Cyclosurus*, Morelet.

Famille Ampullariidæ.

Une branchie monopectinée, et un sac pulmonaire à gauche de celle-ci; collier œsophagien én avant du bulbe buccal.

Ampullaria, Lamarck. Sac viscéral à enroulement dextre : *A. globosa*, Swainson; eaux douces d'Afrique. — *Lanistes*, Montfort. Sac viscéral à enroulement sénestre : *L. bolteniana*, Chemnitz; Afrique.

Famille Littorinidæ.

Une branchie monopectinée; des poches œsophagiennes; centres pédieux concentrés; pénis voisin du tentacule droit.

Littorina, Férussac : *L. littorea*, Linné; Océan Atlantique. — *Lacuna*, Turton. — *Cremnoconchus*, Blanford. — Le genre *Fossarus*, Philippi, est voisin.

Famille Cyclostomatidæ.

Cavité palléale pulmonaire; centres pédieux concentrés; otocystes à otolithe; pas de mandibules; profond sillon pédieux longitudinal médian.

Cyclostoma, Draparnaud : *C. elegans*, Muller; Europe tempérée. — La famille *Aciculidæ* (à otoconies) est voisine.

Famille Rissoidæ.

Une branchie monopectinée; des filaments épipodiaux; un ou deux tentacules palléaux; mufle allongé.

Rissoa, Freminville : *R. parva*, da Costa; Océan Atlantique. — *Litiopa*, Rang.

Famille Hydrobiidæ.

Une branchie monopectinée; sexes séparés, pénis éloigné du tentacule droit et généralement appendiculé.

Hydrobia, Hartmann : *H. ulvæ*, Pennant; eaux saumâtres de l'Europe occidentale. — *Bithynia*, Gray. — *Lithoglyphus*, Mühlfeldt. — *Pomatiopsis*, Tryon. — *Bithynella*, Moquin. — *Assiminea*, Leach.

Les familles *Skeneidæ* et *Jeffreysiidæ* sont voisines, ainsi que peut être celles des *Homalogyridæ* (*Homalogyra*, Jeffreys) et des *Choristidæ* (*Choristes*, Carpentier).

Famille Truncatellidæ.

Une branche monopectinée; mufle long, bilobé; pied très court.

Truncatella, Risso : *T. truncatula*, Draparnaud; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Valvatidæ.

Une branchie bipectinée, libre sur toute sa longueur; organes génitaux hermaphrodites (fig. 44).

Valvata, Müller : *V. piscinalis*, Müller; eaux douces d'Europe.

Famille Hipponycidæ.

Masse viscérale et coquille coniques; pied peu musculaire, pouvant secréter une plaque calcaire ventrale.

Hipponyx, Defrance : *H. antiquatus*, Linné; golfe du Mexique.

Famille Capulidæ.

Sac viscéral et coquille coniques, légèrement recourbés en arrière; une languette entre le mufle et le pied; muscle columellaire en fer à cheval.

Capulus, Montfort : *C. ungaricus*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Calyptræidæ.

Masse viscérale spiralée; des lobes cervicaux latéraux; des glandes génitales annexes.

Calyptræa, Lamarck : *C. sinensis*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Crepidula*, Lamarck. — *Thyca*, Adams.

Famille Cypræidæ.

Ouverture palléale linéaire, à court siphon; une trompe courte; pied large; osphradium trifurqué; manteau rabattu sur la coquille et pourvu d'appendices.

Cypræa, Linné : *C. europæa*, Montagu; Océan Atlantique. — *Pustularia*, Swainson.

Famille Naticidæ.

Pied très développé, à appareil aquifère et à propodium rabattu sur la tête (fig. 26); un opercule.

Natica, Adanson : *N. catena*, da Costa; Océan Atlantique.

Famille Lamellariidæ.

Manteau recouvrant plus ou moins complètement la coquille; pas d'opercule; mâchoires soudées dorsalement.

Lamellaria, Montagu : *L. perspicua*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Onchidiopsis*, Beck. — *Marsenina*, Gray.

Famille Janthinidæ.

Tentacules bifides; pas d'yeux; pied court à épipodium et sécrétant un flotteur (fig. 60).

Janthina, Lamarck : *J. fragilis*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Fig. 60. — *Janthina* nageant, vu du côté droit. I, mufle; II, coquille; III, flotteur; IV, tentacule.

Famille Melaniidæ.

Mufle et pied courts; spire plus ou moins allongée; bord du manteau frangé. Fluviatile.

Melania, Lamarck : *M. Holandri*, Férussac; eaux douces de l'Europe du S. E.

Famille Cerithiidæ.

Spire allongée; mufle long; pied assez long; siphon court.

Cerithium, Adanson : *C. vulgatum*, Linné; océan Atlantique et Méditerranée. — *Cerithidea*, Swainson. — *Triforis*, Deshayes. — *Læocochlis*, Dunker et Metzger.

Les familles *Planaxidæ* et *Modulidæ* (*Modulus*, Gray) sont voisines.

Famille Scalariidæ.

Spire allongée; tête courte; une trompe courte; pied petit, tronqué antérieurement; un rudiment de siphon.

Scalaria, Lamarck : *S. communis*, Lamarck; Océan Atlantique.

Famille Solariidæ.

Spire aplatie; tête très courte; tentacules fendus sur toute leur longueur; pied court

Solarium, Lamarck : *S. conulus*, Weinkauff; Méditerranée.

Famille Pyramidellidæ

Spire allongée; une trompe; tentacules fendus extérieurement à leur extrémité; pied tronqué en avant; une saillie (mentum) entre le pied et la tête; pas de radula.

Odostomia, Fleming : *O. plicata*, Montagu; Océan Atlantique.

Famille Eulimidæ.

Trompe très allongée (fig. 61); tentacules sans sillon; pas de radule. Fréquemment parasites.

Eulima, Risso. Tête sans expansion s'étendant sur la coquille : *E. polita*, Linné; Méditerranée.

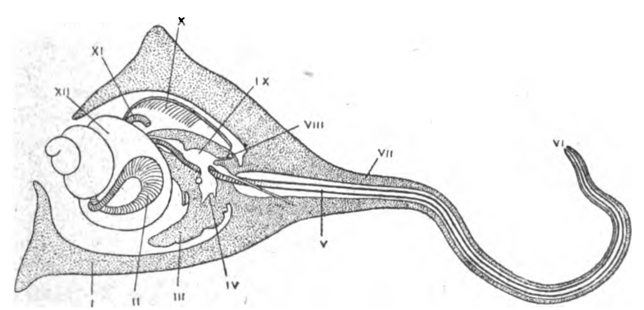


Fig. 61. — Coupe sagittale schématique de *Stylifer*, vu du côté droit, grossi; d'après Sarasin. I, pseudo-pallium; II, estomac; III, pied; IV, ganglion pédieux et otocyste; V, œsophage; VI, orifice de la trompe; VII, trompe enfoncée dans une astérie; VIII, œil; IX, ganglion cérébral; X, branchie; XI, anus; XII, foie.

Stylifer, Broderip. Un pseudopallium céphalique s'étendant sur toute la coquille (fig. 61) : *S. astericola*, Broderip; Océan indien.

Près des *Eulima* et *Stylifer*, parasites de Echinodermes, il faut vraisemblablement ranger les deux genres *Entocolax* et *Entoconcha*, parasites des mêmes animaux; dans ces genres, il n'y a plus qu'un rudiment de tube digestif, avec une seule ouverture (fig. 62, IV); la masse viscérale (génitale) est entourée par le pseudopallium, qui n'a plus qu'un petit orifice (fig. 62, IX) pour la sortie des produits génitaux.

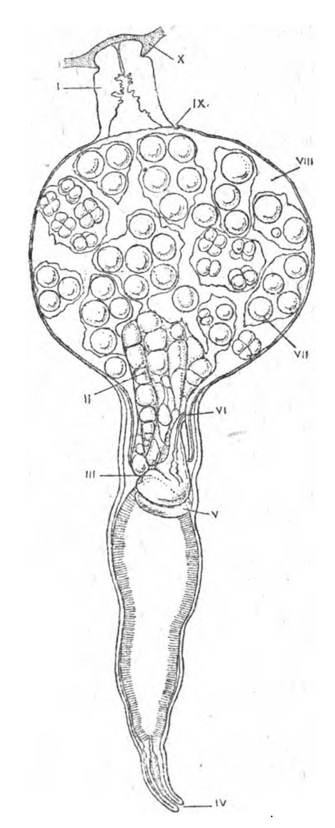


Fig. 62. — *Entocolax Ludwigi* × 25; d'après VOIGT. I, appareil de fixation; II, ovaire; III, utérus; IV, orifice buccal; V, oviducte; VI, orifice génital; VII, œufs séparés de l'ovaire, par déhiscence; VIII, cavité formée autour de l'ovaire, par le pseudopallium; IX, orifice de cette cavité; X, téguments de la Holothurie.

Entocolax, Voigt. Fixé par l'extrémité aborale (fig. 62, I); sexes séparés : *E. Ludwigi*, Voigt; dans une Holothurie boréale.

Entoconcha, Müller. Adulte en forme de boyau, fixé par l'extrémité orale; hermaphrodite. Larve testacée, operculée et vélifère : *E. mirabilis*, Müller (fig. 63); Méditerranée, dans *Synapta digitata*.

Famille VERMETIDÆ.

Fixés; derniers tours de spire de la masse viscérale non en contact; pied petit, discoïde, avec deux tentacules pédieux antérieurs, de part et d'autre de la glande supra-pédieuse.

Vermetus, Adanson : *V. gigas*, Bivona; Méditerranée. — *Siliquaria*, Bruguière.

La famille *Cœcidæ* (*Cæcum*, Fleming) est voisine.

Famille TURRITELLIDÆ.

Libres; tête large et saillante; pas de siphon; pied large; bord du manteau frangé.

Turritella, Lamarck; *T. terebra*, Linné; Océan Atlantique. — *Mathilda*, Semper.

Famille XENOPHORIDÆ.

Mufle allongé; pied divisé transversalement en deux parties, dont la postérieure porte l'opercule.

Xenophora, Fischer : *X. crispus*, König; Méditerranée.

Famille NARICIDÆ.

Pied circulaire, portant un lobe épipodial de chaque côté; tentacules aplatis.

Narica, Recluz : *N. cancellata*, Chemnitz, Océan Indien.

Famille STRUTHIOLARIIDÆ.

Pied ovalaire assez petit; tête allongée à tentacules assez courts; siphon très peu développé.

Struthiolaria, Lamarck : *S. nodulosa*, Lamarck; mers d'Australie.

Famille CHENOPODIDÆ.

Pied allongé étroit; mufle court; longs tentacules, siphon court.

Chenopus, Philippi : *C. pespelecani*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

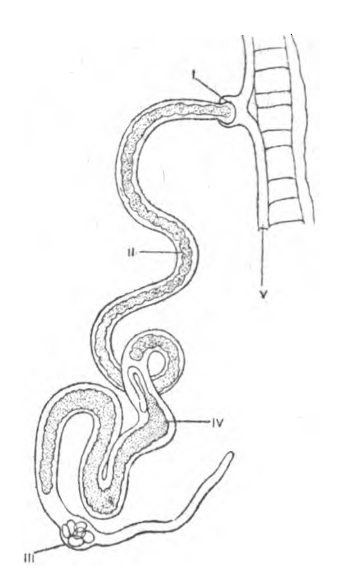


Fig. 63. — *Entoconcha mirabilis*, grossi; d'après MÜLLER. I, extrémité orale; II, reste du tube digestif; III, testicule; IV, ovaire; V, vaisseau périintestinal de *Synapta*, auquel est fixé *Entoconcha*.

Famille STROMBIDÆ.

Pied étroit, arqué, comprimé latéralement, sans sole ventrale (fig. 22); mufle long; tentacules longs et forts, portant l'œil à l'extrémité.

Strombus, Linné. Bord du manteau uni : *S. gigas*, Linné; Atlantique occidental. — *Pteroceras*, Lamarck. Bord du manteau digité; Océan Pacifique. — *Terebellum*, Klein.

Famille TRITONIDÆ.

Une trompe; siphon bien développé, mais peu allongé; pied court.



Triton, Montfort : *T. variegatus*, Lamarck; Méditerranée.
Le genre *Oocorys*, Fischer, est peut-être voisin.

Famille Cassididæ.

Yeux sessiles; pied large, arrondi en avant; trompe et siphon longs.
Cassidaria, Lamarck : *C. echinophora*, Linné; Méditerranée.

Famille Doliidæ.

Yeux appendiculés; pied large, à angles latéro-antérieurs saillants; siphon long.
Dolium, Lamarck : *D. galea*, Linné; Méditerranée.

Les familles précédentes de Platypoda sont réunies dans un groupe *Tænioglossa*, caractérisé par une radule dont chaque rangée transversale comprend une dent médiane et, de part et d'autre de celle-ci, une latérale et deux marginales. Abstraction faite des dernières familles, la trompe et le siphon font généralement défaut; le collier œsophagien est toujours traversé par les glandes salivaires.

Famille Fasciolariidæ.

Tête petite, étroite, à tentacules courts; pied assez large; siphon modéré.
Fasciolaria, Lamarck : *F. lignaria*, Linné; Méditerranée. — *Fusus*, Lamarck.
La famille *Turbinellidæ* (exemple : *Hemifusus*, Swainson, fig. 37; *Fulgur*, Montfort) en est très voisine.

Famille Mitridæ.

Tentacules portant les yeux latéralement; pied étroit; trompe très longue.
Mitra, Lamarck : *M. ebenus*, Linné; Méditerranée.

Famille Buccinidæ.

Yeux vers la base des tentacules; pieds assez larges; trompe longue.
Buccinum, Linné : *B. undatum*, Linné; Océan Atlantique — *Volutharpa*, Fischer. — *Nassa*, Lamarck (exemple : *N. reticulata*,

Linné; Océan et Méditerranée). — *Chrysodomus*, Swainson. — *Bullia*, Gray. — *Columbella*, Lamarck (exemple : *C. rustica*, Linné ; Méditerranée). — *Phos*, Montfort. — *Canidia,* Adams.

La famille *Haliidæ* (*Halia*, Risso) est voisine.

Famille Muricidæ.

Yeux sur le côté des tentacules; pied tronqué; une glande anale.

Murex, Linné : *M. trunculus*, Linné ; Méditerranée. — *Purpura*, Bruguière. — *Trophon*, Montfort. — *Urosalpinx*, Stimpson.

La famille *Coralliophilidæ* (exemple : *Magilus*, Montfort) est très voisine.

Famille Cancellariidæ.

Pied petit; mufle court à longs tentacules; siphon très court; pas d'opercule.

Cancellaria, Lamarck : *C. cancellata*, Linné; Méditerranée.

Famille Volutidæ.

Tête très aplatie et élargie latéralement; trompe petite; pied large; siphon avec un appendice intérieur.

Voluta, Linné : *V. undulata*, Lamarck; mers d'Australie. — *Guivillea*, Watson. — *Cymba*, Broderip et Sowerby.

Famille Olividæ.

Partie antérieure du pied séparée par un sillon transversal ; yeux situés à mi-hauteur des tentacules ; un tentacule palléal postérieur.

Oliva, Bruguière : *O. porphyria*, Linné; Pacifique. — *Olivella*, Swainson. — *Ancillaria*, Lamarck.

Les familles *Harpidæ* (*Harpa*, Lamarck) et *Marginellidæ* (*Marginella,* Lamarck) sont voisines.

Famille Pleurotomatidæ.

Yeux sur les côtés des tentacules; siphon long; bord du manteau échancré.

Pleurotoma, Lamarck; *P. turricula*, Montagu; Océan Atlantique.

Famille Terebridæ.

Yeux au sommet des tentacules; pied petit; siphon long.
Terebra, Adanson : *T. maculata*, Linné; Moluques.

Famille Conidæ.

Yeux sur le côté des tentacules (fig. 28, V); ouverture du manteau linéaire; siphon assez court.
Conus, Linné : *C. mediterraneus*, Bruguière; Méditerranée.

Les familles précédentes, caractérisées par l'étroitesse de leur radule, sont réunies dans un groupe appelé *Sténoglosses* (les trois dernières, généralement sans dent médiane et avec une dent latérale seulement de chaque côté, étant aussi désignés sous le nom de *Toxiglosses;* les autres, à dent médiane (rachidienne) et une dent de chaque côté (fig. 35), étant nommés *Rhachiglosses*).

L'ensemble des Sténoglosses est caractérisé par le système nerveux très concentré; le collier œsophagien en arrière des glandes salivaires et non traversé par elles; les ganglions buccaux assez loin en arrière de la masse buccale; une trompe bien développée; une glande œsophagienne impaire (glande de Leiblein; glande à venin); un siphon palléal et un pénis.

2[e] sous-ordre : **Heteropoda.**

Pectinibranches nageurs, à pied aplati latéralement, sans mâchoires, à radule ténioglosse (3 . 1 . 3) et à otocystes dans le voisinage des ganglions cérébraux.

Le pied, en forme de nageoire, porte, au moins chez le mâle, une ventouse sur l'arête ventrale. Le sac viscéral (nucléus) et le manteau ne forment qu'une petite partie de la masse du corps.

Les ganglions cérébraux sont joints et les pleuraux leur sont accolés (visibles dans les *Atlanta* et *Pterotrachea*); deux connectifs pédieux de chaque côté, partiellement libres proximalement dans les *Atlantidæ* (fig. 64). Les ganglions pédieux sont situés à la base de la nageoire (fig. 64, 67). La commissure viscérale est assez longue, croisée et pourvue de plusieurs ganglions, mais sans dialyneurie ni zygoneurie. Dans les *Carinariidæ*, il y a des anastomoses secondaires, viscéro-pédieuses non croisées; dans les *Firolidæ*, les connectifs pédieux sont

fusionnés avec la partie antérieure de la commissure viscérale (fig. 67), et, en arrière des ganglions pédieux, les deux branches de la commissure viscérale sont soudées ensemble sur la plus grande partie de leur étendue.

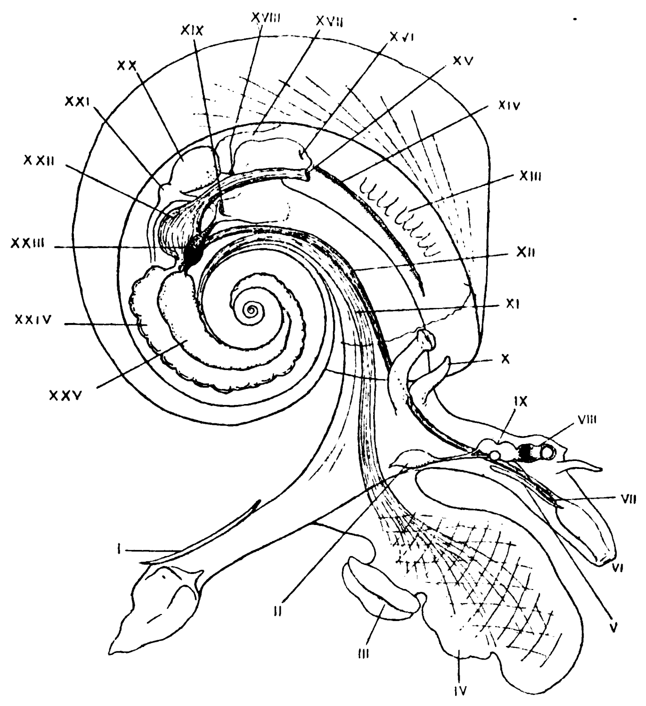


Fig. 64. — *Atlanta* mâle, dans sa coquille, vu du côté droit, grossi; d'après Mac Donald. I, opercule sur la partie postérieure du pied; II, ganglion pédieux; III, ventouse; IV, nageoire pédieuse; V, glande salivaire; VI, bouche; VII, ganglion stomato-gastrique; VIII, œil; IX, ganglions cérébral et pleural, avec l'otocyste; X, pénis avec son appendice; XI, muscle columellaire; XII, œsophage; XIII, branchie; XIV, osphradium; XV, anus; XVI, orifice extérieur du rein; XVII, oreillette; XVIII, orifice réno-péricardique; XIX, ouverture génitale; XX, ventricule; XXI, bulbe artériel; XXII, estomac; XXIII, vésicule séminale; XXIV, foie; XXV, testicule.

L'osphradium constitue un organe cilié plus ou moins allongé, situé dans la cavité palléale, à gauche de la branchie (fig. 64, XIV). Les otocystes sont situés auprès des ganglions cérébraux (fig. 64, IX). Les yeux sont très grands et d'une structure très différenciée (fig. 65, 66) (voir plus haut, p. 59); ils sont placés à la base des tentacules (fig. 67, VIII). Ces derniers manquent toutefois dans *Pterotrachea*.

Le tube digestif présente un pharynx protractile avec une radule

à dents latérales très puissantes, et un œsophage fort long, renflé peu à peu vers son milieu. L'estomac et le foie sont situés en arrière (fig. 64, 67); l'intestin est fort court et n'est pas recourbé en avant dans *Pterotrachea* (fig. 67).

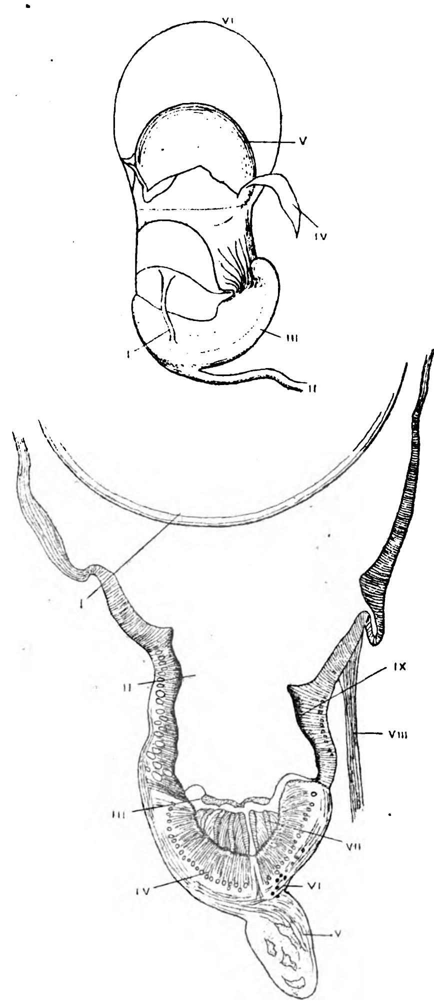


Fig. 65 et 66. — Au dessus, œil gauche de *Pterotrachea*, vu dorsalement; grossi; d'après Grenacher. I, muscle rétracteur; II, nerf optique; III, carène; IV, pellucida (ou cornée intérieure), déchirée pour laisser voir le cristallin; V, cristallin; VI, contour de la pellucida. — Au dessous, coupe sagitale du même, partie profonde, × 52; d'après Grenacher, I, cristallin; II, corps vitré; III, membrane limitante, IV, rétine; V, carène; VI, nerf optique; VII, bâtonnets sur leurs supports; VIII, muscle rétracteur; IX, épithélium pigmenté.

Le cœur se trouve au voisinage de l'estomac; il est manifestement opisthobranche dans *Pterotrachea* (fig. 67), tandis qu'il est disposé comme chez les Platypodes, dans les formes moins spécialisées. Il y a un bulbe aortique chez les Atlantidæ (fig. 64); les vaisseaux artériels se terminent brusquement dans des sinus. La branchie est monopectinée, non recouverte par un manteau dans *Pterotrachea* (fig. 67) et nulle chez *Firoloida*.

Le rein est un sac transparent et parfois contractile, ayant les mêmes rapports que chez les autres Gastropodes et s'ouvrant non loin de l'anus (fig. 64, XVI).

La glande génitale est placée près du foie (fig. 64, 67); le conduit génital, assez court, débouche auprès de l'anus; chez le mâle, il présente un renflement (vésicule séminale, (fig. 64, XXIII) et se trouve relié au pénis par une gouttière séminale (fig. 67); le pénis est pourvu d'un appen-

dice glandulaire ou flagellum (fig. 64, 67). Chez les femelles, le conduit génital possède une poche copulatrice et une glande albuminipare.

Famille Atlantidæ.

Sac viscéral et coquille enroulés en spirale ; pied divisé transversalement : en partie postérieure portant un opercule à spire sénestre, et antérieure, nageoire pourvue d'une ventouse.

Atlanta, Lesueur (fig. 64) : *A. Peroni*, Lesueur ; Méditerranée.

Famille Carinariidæ.

Sac viscéral et coquille coniques, petits par rapport au reste du corps ; pied allongé, sans opercule ; nageoire avec une ventouse.

Carinaria, Lamarck : *C. mediterranea*, Péron et Lesueur ; Méditerranée.

Famille Pterotracheidæ.

Sac viscéral très réduit, sans manteau ni coquille ; une ventouse à la nageoire pédieuse, chez le mâle seulement.

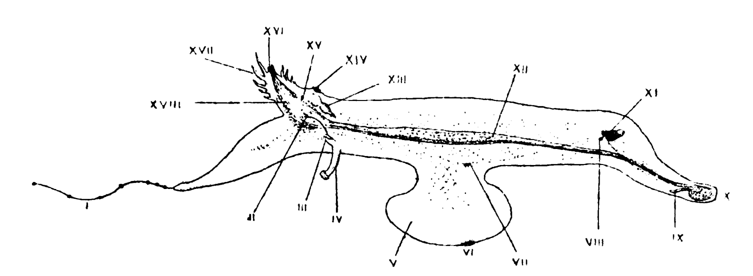


Fig. 67. — *Pterotrachea* mâle, vu du côté droit. I, appendice caudal ; II, orifice génital suivi de la gouttière séminale ; III, pénis ; IV, « flagellum » ; V, nageoire pédieuse ; VI, ventouse ; VII, ganglion pédieux ; VIII, otocyste ; IX, glande salivaire ; X, bouche ; XI, ganglion cérébro-pleural et œil ; XII, œsophage ; XIII, ventricule ; XIV, osphradium ; XV, orifice extérieur du rein ; XVI, anus ; XVII, branchie.

Pterotrachea, Forskal (fig. 67). Pas de tentacules ; une branchie ; un appendice filiforme à la partie postérieure du pied ; *P. coronata*, Forskal ; Méditerranée. — *Firoloida*, Lesueur. Des tentacules ; pas de branchie ni d'appendice postérieur du pied : *F. Desmaresti*, Lesueur ; Méditerranée.

2de sous-classe : EUTHYNEURA, Spengel.

Synonymie : *Platymalakia*, von Jhering.

Gastropodes hermaphrodites, à radula généralement composée de dents uniformes de chaque côté de la médiane, et habituellement pourvus de deux paires de tentacules; ils sont surtout caractérisés par leur commissure viscérale non tordue, qui a une tendance à concentrer tous ses éléments autour de l'œsophage (fig. 68), de sorte que (exception faite de la plupart des Bulléens et de *Aplysia*) tout le système nerveux central est réuni dans la région céphalique.

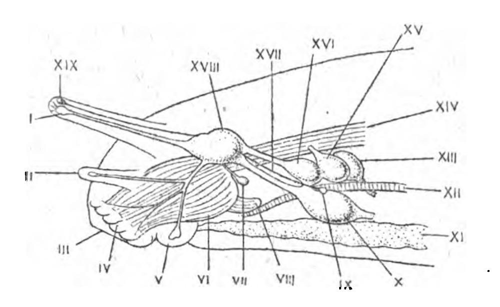


Fig. 68. — Région céphalique de *Limax*, semi-schématique, vue du côté gauche. I, ganglion olfactif; II, tentacule antérieur; III, bouche; IV, lobes extérieurs dans lesquels débouchent les glandes de l'organe de Semper; V, palpes labiaux; VI, bulbe buccal; VII, ganglion stomato-gastrique; VIII, radule; IX, otocyste; X, ganglion pédieux; XI, glande pédieuse; XII, branche antérieure de l'aorte; XIII, ganglion abdominal; XIV, œsophage; XV, ganglion « palléal »; XVI, ganglion pleural; XVII, nerf otocystique; XVIII, ganglion cérébral; XIX, œil.

Cette sous-classe comprend deux ordres : Opisthobranches et Pulmonés.

1er ordre : **Opisthobranchia**, Milne Edwards.

Euthyneures marins, à respiration aquatique, à cœur ayant généralement le ventricule en avant, à cavité palléale largement ouverte, lorsqu'elle existe. Deux sous-ordres : Tectibranches et Nudibranches.

1er sous-ordre : **Tectibranchia**.

Synonymie : *Steganobranchia*.

Opisthobranches pourvus d'un manteau et d'une coquille (sauf *Runcina*, *Pleurobranchœa* et les « Gymnosomes »), d'une branchie cténidiale (à l'exception de quelques « Gymnosomes ») et d'un osphradium. — Ce sous-ordre renferme trois groupes : Bulléens, Aplysiens et Pleurobranchiens.

A. **Bulléens**.

Chez ces Tectibranches, la coquille est bien développée, externe ou interne (nulle seulement chez *Runcina*); la tête est ordinairement sans tentacules apparents (sauf *Aplustrum* et les « Thécosomes »), et sa face dorsale constitue un disque ou bouclier fouisseur, à bords plus ou moins découpés (fig. 69, I); les bords du pied sont continus avec sa face ventrale; l'estomac possède généralement des plaques masticatrices; la commissure viscérale est longue (sauf chez les « Thécosomes »). Fouisseurs ou nageurs.

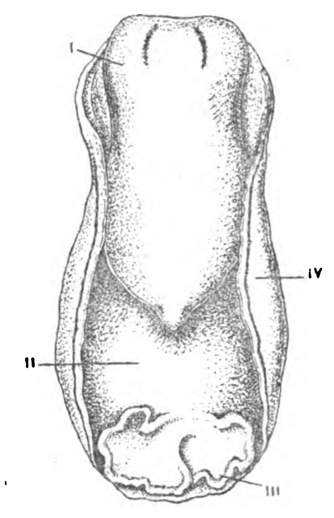


Fig. 69. — *Doridium carnosum*, vu dorsalement, d'après Vayssière. I, bouclier céphalique; II, manteau; III, appendice palléal dorso-postérieur; IV, parapodies.

Famille Actæonidæ.

Disque céphalique bifide en arrière; ganglions cérébral et pleural fusionnés; bords du pied peu développés; coquille externe à spire saillante, operculée.

Actæon, Montfort : *A. tornatilis*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Ringiculidæ.

Disque céphalique élargi en avant et formant en arrière un tube ouvert; coquille externe à spire saillante, sans opercule.

Ringicula, Deshayes : *R. auriculata*, Ménard; Océan Atlantique.

Famille Tornatinidæ.

Bords du pied non saillants; pas de radula; coquille externe sans spire saillante.

Tornatina, Adams : *T. obtusata*, Montagu; Océan Atlantique.

Famille Scaphandridæ.

Bouclier céphalique court, tronqué en arrière; yeux très profondément enfoncés; trois plaques stomacales calcaires très développées

(deux larges, paires; une étroite); coquille externe, sans spire saillante.

Scaphander, Montfort : *S. lignarius*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille BULLIDÆ.

Bouclier céphalique bifurqué en arrière; yeux superficiels; plaques stomacales cornées; coquille externe, sans pire saillante.

Bulla, Linné; trois plaques stomacales : *B. striata*, Bruguière; Méditerranée. — *Acera*, Müller, douze à quatorze plaques stomacales; un appendice palléal postérieur : *A. bullata*, Müller; Océan Atlantique et Méditerranée.

La famille *Aplustridæ* (*Aplustrum*, Schumacher) est voisine.

Famille PHILINIDÆ.

Bouclier céphalique simple; coquille complètement interne.

Philine, Ascanius. Trois plaques stomacales calcaires : *P. aperta*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Doridium*, Meckel. Ni radule, ni plaques stomacales; deux appendices palléaux postérieurs : *D. carnosum*, Cuvier; Méditerranée (fig. 69). — *Gastropteron*, Meckel. Manteau et coquille très réduits; parapodies très étendues, en forme de nageoires : *G. Meckeli*, Kosse; Méditerranée.

Famille RUNCINIDÆ.

Bouclier céphalique et manteau continus; coquille nulle; quatre plaques stomacales.

Runcina, Forbes (*Pelta*, Quatrefages) : *R. Hancocki*, Forbes; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille LIMACINIDÆ.

Masse viscérale et coquille à enroulement « sénestre » (ultra-dextre); un opercule à spire sénestre; cavité palléale dorsale.

Peraclis, Forbes. Tête en forme de trompe, à tentacules symétriques : *P. reticulata*, d'Orbigny; Méditerranée. — *Limacina*, Cuvier. Tête très réduite, à tentacule droit le plus grand : *L. helicina*, Phipps; Atlantique septentrional.

Famille Cymbuliidæ.

Adulte sans coquille; pseudoconque sous-épithéliale, formée par le tissu conjonctif; ouverture palléale ventrale.

Cymbulia, Péron et Lesueur : *C. Peroni*, Blainville (fig. 70); Méditerranée. — *Cymbuliopsis*, Pelseneer. — *Gleba*, Forskal. — *Desmopterus*, Chun.

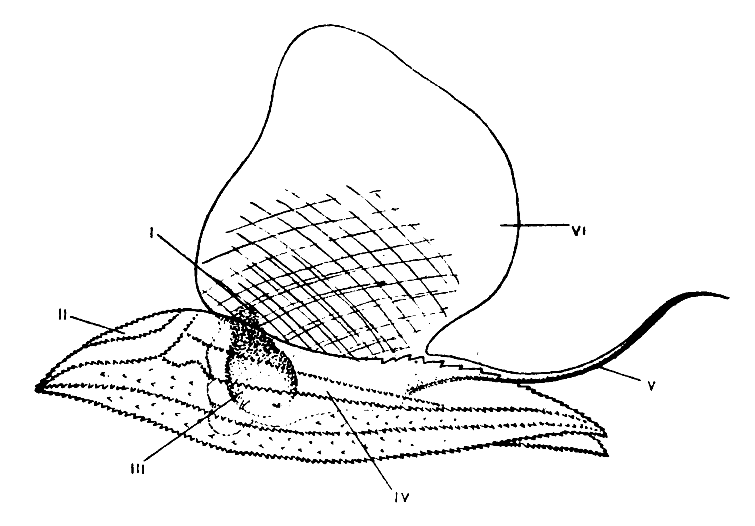


Fig. 70. — *Cymbulia Peroni* nageant, vu du côté droit; d'après Delle Chiaje. I, ouverture buccale, vue au travers de la nageoire; II, pseudoconque sous-épithéliale; III, masse viscérale; IV, cavité palléale, vue par transparence; V, flagellum pédieux; VI, nageoire droite.

Famille Cavoliniidæ.

Masse viscérale et coquille non enroulée, symétrique; ouverture palléale ventrale.

Cavolinia, Abildgaard : *C. tridentata*, Forskal. — *Clio*, Browne (fig. 71). — *Cuvierina*, Boas.

Les trois familles précédentes sont réunies sous le nom de « Ptéropodes » Thécosomes, caractérisés par leur pied entièrement transformé en deux nageoires antérieures symétriques, par l'existence d'un manteau, l'absence générale, chez l'adulte, d'une cténidie (sauf certains *Cavolinia*) et d'yeux, et les centres nerveux aux côtés et au ventre de l'œsophage.

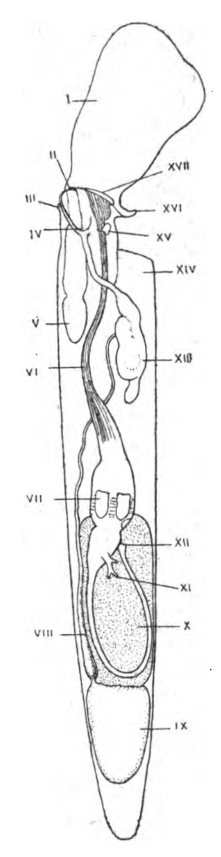


Fig. 71. — *Clio striata*, vu du côté droit, la tête en haut, grossi. I, nageoire; II, orifice du pénis; III, tentacule; IV, ouverture génitale jointe au pénis par la gouttière séminale; V, pénis; VI, œsophage; VII, plaques stomacales; VIII, spermiducte. IX, glande génitale; X, foie, dans lequel l'intestin est supposé vu par transparence; XI, conduit hépatique; XII, anus à gauche; XIII, glande génitale accessoire; XIV, manteau; XV, système nerveux central; XVI, lobe ventral du pied; XVII, bouche

Auprès des Bulléens, il faut classer la

Famille Lophocercidæ.

Animaux à coquille externe, à pied long, à parapodies séparées de la face ventrale du pied et à commissure viscérale courte.

Lobiger, Krohn. Parapodies divisées de chaque côté en deux nageoires; deux paires de tentacules : *L. Philippii*, Krohn; Méditerranée. — *Lophocercus*, Krohn. Parapodies indivises, rabattues sur la coquille; une paire de tentacules : *L. Sieboldi*, Krohn; Méditerranée.

B. **Aplysiens.**

Chez ces Tectibranches, la coquille est toujours très réduite, nulle ou absente; la tête est pourvue de deux paires de tentacules; les bords du pied (parapodies) sont séparés de sa face ventrale (fig. 72) et généralement transformés en lobes natatoires; la commissure viscérale (sauf chez *Aplysia*) est très raccourcie. Rampeurs ou nageurs.

Famille Aplysiidæ.

Animaux à coquille partiellement recouverte ou interne; à pied long, dont la surface ventrale est bien développée.

Aplysia, Linné. Coquille incomplètement recouverte; parapodies larges, commissure viscérale longue : *A. punctata*, Cuvier; Océan Atlantique. — *Aplysiella*, Fischer. Coquille peu couverte; parapodies peu développées : *A. petalifera*, Rang; Méditerranée. — *Notarchus*, Cuvier. Coquille interne très réduite; parapodies soudées dorsalement autour du sac viscéral (fig. 27) : *N. punctatus*, Philippi; Méditerranée.

Famille Pneumonodermatidæ.

Animaux sans manteau ni coquille; à pied plus court que la masse viscérale et à surface ventrale très réduite; des ventouses sur la trompe (fig. 41, 73).

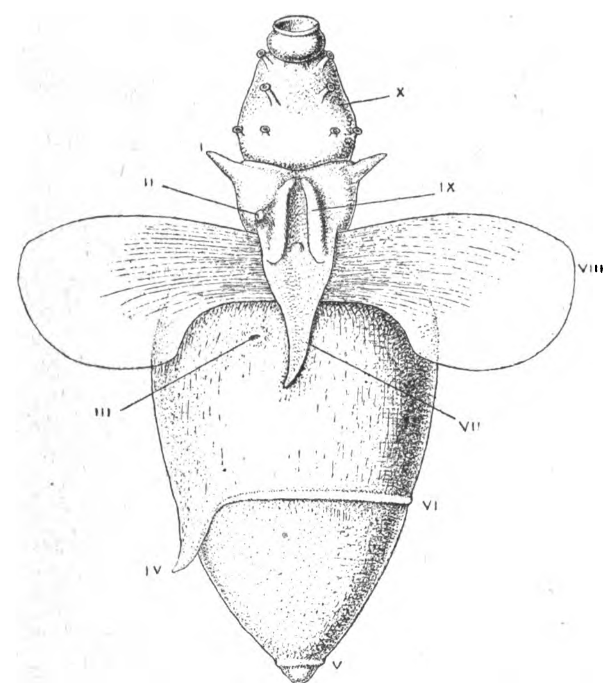


Fig. 72. — *Dexiobranchæa simplex*, vu ventralement, × 15. I, tentacule antérieur; II, orifice du pénis; III, cloaque; IV, cténidie; V, troisième cercle cilié postérieur; VI, deuxième cercle cilié; VII, lobe postérieur du pied; VIII, nageoire; IX, bords du pied; X, trompe avec ses ventouses.

Dexiobranchæa, Boas. Ventouses séparées; pas de branchie terminale : *D. simplex*, Boas (fig. 72); Océan Pacifique. — ***Pneumonoderma***, Cuvier. Ventouses réunies sur deux lobes; branchie terminale quadrirayonnée (fig. 41) : *P. mediterraneum*, van Beneden; Méditerranée. — ***Spongiobranchæa***, d'Orbigny.

Famille Clionopsidæ.

Pas de ventouses ni d'appendices buccaux; trompe très longue; branchie terminale tétrarayonnée.

Clionopsis, Troschel : *C. Krohni*, Troschel; Méditerranée.

Famille Clionidæ.

Des appendices buccaux coniques (céphalocones) glandulaires; aucune espèce de branchie.

Clione, Pallas : *C. limacina*, Phipps; Atlantique septentrional.

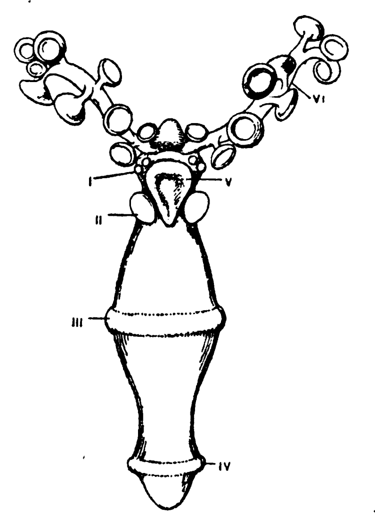


Fig. 73. — Larve âgée de *Pneumonoderma*, vue ventralement, × 40; d'après Boas; I, premier cercle cilié; II, nageoire; III, deuxième cercle cilié; IV, troisième cercle cilié; V, pied; VI, appendice acétabulifère.

Ici se rangent les familles *Notobranchæidæ* (*Notobranchæa*, Pelseneer) et *Halopsychidæ* (*Halopsyche*, Bronn), qui forment avec les trois précédentes (*Pneumonodermatidæ*, *Clionopsidæ* et *Clionidæ*), le groupe appelé « Ptéropodes » Gymnosomes, caractérisé par l'absence de manteau et de coquille, et les parapodies en forme de nageoires, situées en avant.

C. **Pleurobranchiens**.

Dans ces Tectibranches, il y a deux paires de tentacules; un pied sans parapodies; cavité palléale nulle; branchie occupant à droite l'espace entre le manteau et le pied; orifices mâle et femelle voisins, sans gouttière séminale.

Famille Umbrellidæ.

Masse viscérale et coquille externe en forme de cône très aplati; pied très épais.

Umbrella, Lamarck : *U. mediterranea*, Lamarck; Méditerranée. — *Tylodina*, Rafinesque.

Famille Pleurobranchidæ.

Coquille recouverte par le manteau ou nulle; tentacules antérieurs formant un voile frontal; des spicules dans le manteau; pied aplati.

Pleurobranchus, Cuvier. Manteau long et large; coquille interne : *P. plumula*, Montagu; Océan Atlantique. — *Pleurobranchæa*, Meckel. Manteau court et peu saillant; pas de coquille (fig. 74) : *P. Meckeli*, Leue; Méditerranée.

2e sous-ordre : **Nudibranchia.**

Synonymie : *Gymnobranchia*, etc.

Opisthobranches nus (sans coquille) à l'état adulte, sans branchie cténidiale ni osphradium.

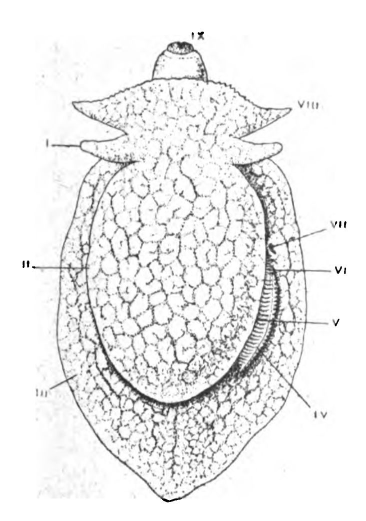


Fig. 74. — ***Pleurobranchæa Meckeli***, **vu dorsalement. I, tentacule postérieur (rhinophore); II, manteau; III, pied; IV, branchie; V, point où l'anus débouche entre le bord du manteau et la branchie; VI, orifice de la glande prébranchiale; VII, ouverture génitale hermaphrodite; VIII, tentacules antérieurs fusionnés; IX, trompe dévaginée**

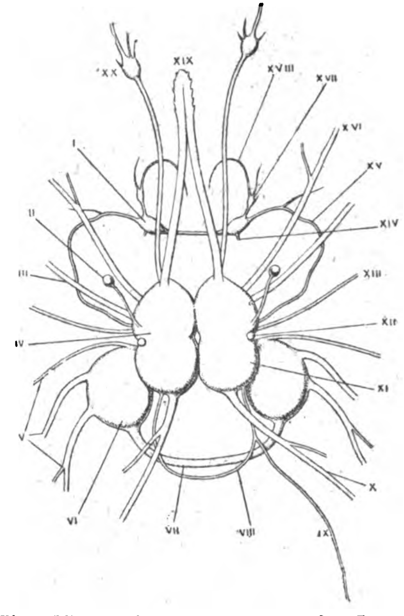


Fig. 75. — **Système nerveux de *Janus cristatus*, vu dorsalement, grossi. I, ganglion stomato-gastrique; II, œil; III, nerf buccal; IV, ganglion cérébral; V, nerfs pédieux; VI, ganglions pédieux; VII, commissure pédieuse; VIII, commissures viscérale; IX, nerf génital; X, nerf palléal (innervant le dos et les papilles); XI, ganglion pleural; XII, otocyste; XIII, nerf buccal; nerf radulaire; XV, commissure stomato-gastrique; XVI, nerf labial; XVII, ganglion gastro-œsophagien; XVIII, origine du réseau intestinal; XIX, nerf olfactif médian; XX, ganglion et nerf du rhinophore.**

Le système nerveux est très concentré chez eux, et les ganglions, le plus souvent réunis à la face dorsale de l'œsophage (fig. 75), plus ou moins fusionnés entre eux, mais conservant toujours leurs diverses commissures sous-œsophagiennes (stomato-gastrique, pédieuse, viscérale).

Ce sous-ordre renferme quatre groupes : Tritoniens, Doridiens, Eolidiens et Elysiens.

A. Tritoniens.

Nudibranches à foie contenu entièrement ou principalement dans la masse viscérale; anus latéral (à droite); généralement, deux rangées d'appendices dorsaux ramifiés (fig. 76); conduit génital diaule à orifices mâle et femelle contigus.

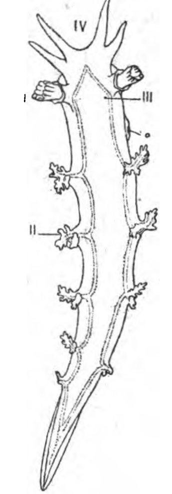


Fig. 76. — *Tritonia lineata*, vu dorsalement, × 7; d'après Hancock. I, tentacule postérieur; II, appendice dorsal (branchie palléale); III, œil; IV, voile frontal; *o*, orifice génital.

Famille Tritoniidæ.

Tentacules antérieurs formant un voile frontal; pied assez large.

Tritonia, Cuvier. Estomac sans lames cornées (fig. 76) : *T. Hombergi*, Cuvier; Océan Atlantique. — *Marionia*, Vayssière. Estomac à lames cornées : *M. blainvillea*, Risso; Méditerranée.

Famille Scyllæidæ.

Tentacules antérieure nuls; appendices dorsaux larges, foliacés; pied très étroit; lames cornées stomacales.

Scyllæa, Linné : *S. pelagica*, Linné; Océan Atlantique.

Famille Phyllirhoidæ.

Tentacules antérieurs et appendices dorsaux nuls; pied nul; corps comprimé latéralement.

Phyllirhoe, Péron et Lesueur : *P. bucephalum*, Péron et Lesueur (fig. 77); Méditerranée.

Famille Tethyidæ.

Tête entourée d'un voile en forme d'entonnoir; pas de radule; pied très large, appendices dorsaux foliacés.

Tethys, Linné : *T. leporina*, Linné; Méditerranée. — *Melibe*, Rang.

Famille Dendronotidæ.

Tentacules antérieurs formant un voile frontal découpé; appendices dorsaux ramifiés; foie divisé dans la masse viscérale et s'étendant dans les appendices.

Dendronotus, Alder et Hancock : *D. arborescens*, Müller; Océan Atlantique.

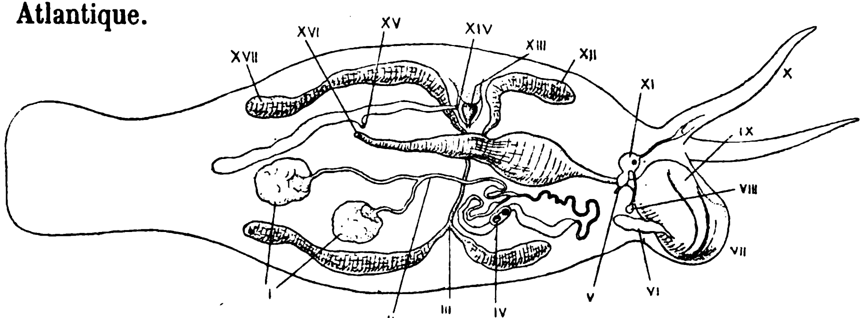


Fig. 77. — *Phyllirhoe bucephalum*, vu du côté droit (les conduits génitaux supposés un peu déroulés), × 3; d'après Souleyet. I, glande génitale; II, spermoviducte; III, conduit hépatique; IV, orifice génital femelle; V, ganglion pédieux; VI, glande salivaire; VII, bouche; VIII, ganglion stomato-gastrique; IX, bulbe buccal; X, tentacule; XI, ganglions cérébral et pleural; XII, lobe du foie; XIII, cœur dans le péricarde; XIV, orifice réno-péricardique; XV, orifice extérieur du rein; XVI, anus; XVII, foie.

B. Doridiens.

Nudibranches à foie non ramifié dans les téguments; anus médian, postérieur, le plus souvent dorsal et entouré d'appendices palléaux ramifiés, « branchie » (fig. 78, IV); conduit génital triaule; des spicules dans le manteau.

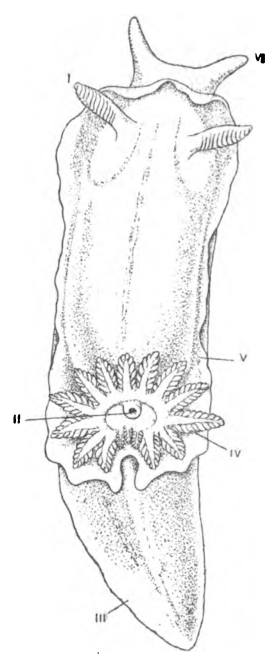


Fig. 78. — *Goniodoris nodosa*, vu dorsalement, × 5; d'après Hancock. I, tentacule postérieur; II, papille anale; III, pied; IV, rosette branchiale; V, manteau; VI, voile frontal formé par les tentacules antérieurs.

Famille Polyceridæ.

Un voile frontal plus ou moins saillant; branchies non rétractiles.

Euplocamus, Philippi. Des appendices dorsaux ramifiés, sur le bord du manteau : *E. croceus*, Philippi; Méditerranée. — *Triopa*, Johnston. Bord du manteau portant des appendices claviformes; branchie formée de trois lobes dirigés en avant : *T. claviger*, Müller; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Polycera*, Cuvier. Bord du manteau portant, de chaque côté, un seul appendice pointu, postérieur : *P. quadrilineata*, Müller; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Ancula*, Loven. Bord du

manteau indistinct et sans appendice; rhinophore branchu : *A. cristata*, Alder; Océan Atlantique. — *Goniodoris*, Forbes. Bord du manteau saillant, sans appendices; voile frontal non continu avec le manteau : *G. nodosa*, Montagu (fig. 78); océan Atlantique. — *Idalia*, Leuckart. — *Heterodoris*, Verril et Emerton; etc.

Famille Dorididæ.

Manteau recouvrant la tête; tentacules antérieurs distincts, peu développés; branchies rétractiles dans une poche périanale.

Doris, Linné : *D. tuberculata*, Linné; Océan Atlantique. — *Chromodoris*, Alder et Hancock.

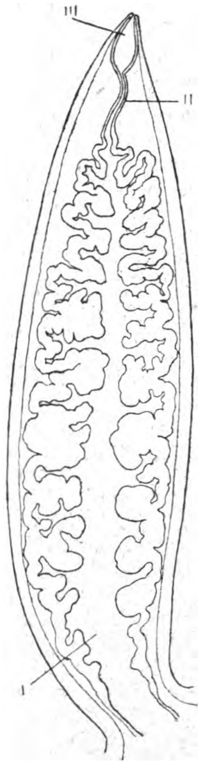


Fig. 79. — Papille dorsale de *Eolis papillosa* en coupe sagittale, grossie; d'après Hancock. I, cæcum hépatique; II, orifice de communication entre ce cæcum et la poche à cnydocystes; III, poche à cnidocystes.

Famille Doridopsidæ.

Pharynx suceur, sans radula; rosette branchiale périanale.

Doridopsis, Alder et Hancock : *D. limbata*, Cuvier; Méditerranée.

Famille Corambidæ.

Anus et branchies situés en arrière, en dessous du bord du manteau.

Corambe, Bergh : *C. testudinaria*, Fischer; Océan Atlantique.

Famille Phyllidiidæ.

Pharynx suceur; branchies situées tout autour du corps, entre le manteau et le pied.

Phyllidia, Cuvier : *P. varicosa*, Lamarck; Océan Indien.

Ces trois dernières familles forment le sous-groupe « Porostomes ».

C. **Eolidiens.**

Nudibranches à foie contenu entièrement dans les téguments et les papilles tégumentaires (celles-ci ne sont pas ramifiées et produisent souvent des cnidocystes); conduit génital diaule, à orifices mâle et femelle contigus; des mandibules.

Famille Eolididæ.

Papilles dorsales terminées par un sac ouvert communiquant avec le cæcum hépatique (fig. 79) et dont les cellules épithéliales produisent des cnidocystes urticants (fig. 80) [1].

Eolis, Cuvier : *E. papillosa*, Linné; Océan Atlantique.

Famille Glaucidæ.

Corps présentant trois paires de lobes latéraux sur lesquels sont portées les papilles tégumentaires; pied très étroit.

Glaucus, Forster : *G. atlanticus*, Forster; Océan Atlantique.

Famille Pleurophyllidiidæ.

Tentacules antérieurs formant un bouclier fouisseur; papilles tégumentaires (« branchies ») situées sous le bord du manteau.

Pleurophyllidia, Meckel : *P. lineata*, Otto; Méditerranée. — *Dermatobranchus*, van Hasselt.

Famille Dotonidæ.

Papilles dorsales en forme de massues tuberculeuses, sans cnidocystes, disposées sur un seul rang, de chaque côté.

Doto, Oken : *D. coronata*, Gmelin; Océan Atlantique et Méditerranée.

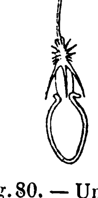


Fig. 80. — Un cnidocyste dévaginé de *Eolis punctata*, × 500, d'après Vayssière.

Famille Proctonotidæ.

Anus situé en arrière (fig. 37, III), sur la ligne médiane dorsale; tentacules antérieurs atrophiés.

Janus, Verany. Une crête médiane entre les deux tentacules (fig. 75, XIX) : *J. cristatus*, Delle Chiaje; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Proctonotus*, Alder et Hancock. Pas de crête intertentaculaire : *P. mucroniferus*, Alder et Hancock; Océan Atlantique.

[1] Les cnidocystes, invaginés, se trouvent à plusieurs dans chaque cellule cnidogène; lorsqu'ils sont expulsés, ils se dévaginent en faisant saillir un filament souvent barbelé sur une assez grande longueur, depuis sa base.

Famille Fionidæ

Foie formant deux canaux longitudinaux dans lesquels s'ouvrent les cæcums des papilles dorsales.

Fiona, Hancock et Embleton : *F. marina*, Forskal ; Océan Atlantique et Méditerranée.

D. Elysiens.

Nudibranches à foie ramifié dans les téguments ; généralement triaules, à orifices génitaux éloignés et à mandibules nulles.

Famille Hermæidæ.

Des papilles dorsales ; anus dorsal.

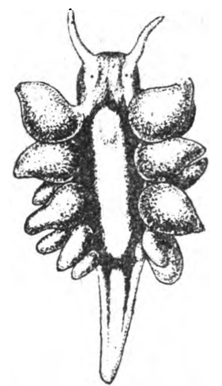


Fig. 81. — *Stiliger vesiculosus*, vu dorsalement ; d'après Deshayes.

Hermæa, Loven. Papilles linéaires : *H. dendritica*, Alder et Hancock ; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Stiliger*, Ehrenberg. Papilles ovoïdes : *S. vesiculosus*, Deshayes (fig. 81) ; Méditerranée. — *Phyllobranchus*, Alder et Hancock. — *Cyerce*, Bergh. — *Alderia*, Allman. Anus postérieur ; pas de tentacules : *A. modesta*, Loven ; Océan Atlantique.

Famille Elysiidæ.

Pas de papilles ; téguments dorsaux formant deux expansions latérales ; anus latéral.

Elysia, Risso : *E. viridis*, Montagu ; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Limapontiidæ.

Pas d'expansions latérales ni de papilles dorsales ; anus médian, postéro-dorsal.

Limapontia, Johnston : *L. capitata*, Müller ; Océan Atlantique. — *Actæonia*, Quatrefages.

2ᵉ ordre : **Pulmonata** (s. st.), Cuvier.

Euthyneures à cavité palléale sans cténidie et à ouverture palléale rétrécie par la soudure du bord du manteau à la nuque, ne laissant qu'un étroit orifice contractile à son extrémité de droite.

La cavité palléale est souvent réduite, ainsi que la coquille; parfois, cette dernière est intérieure ou nulle; il n'y a jamais d'opercule chez l'adulte, sauf chez *Amphibola* (il n'y en a, dans le développement, que chez *Auricula*, *Siphonaria*, *Gadinia*). La paroi intérieure du manteau est parcourue par des arborisations vasculaires (fig. 42) constituant un poumon qui respire l'air en nature; ce poumon devient nul, par suite de la disparition presque complète de la chambre palléale, dans *Vaginulus*, *Peronia*, *Onchidium;* dans de rares cas, il peut se remplir d'eau et servir à la respiration aquatique; sa paroi peut former alors une branchie secondaire (*Siphonaria*, fig. 83, III). Le cœur a ordinairement son oreillette en avant. Le rein a le plus souvent une partie vectrice plus ou moins allongée (uretère).

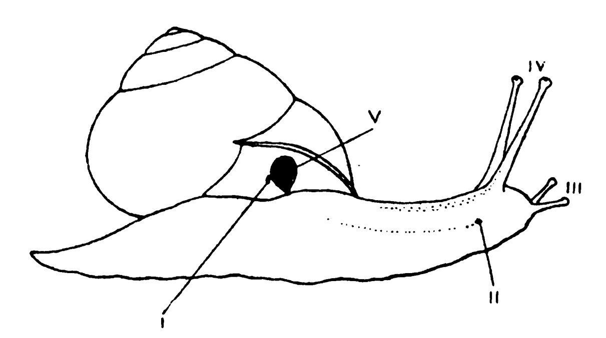


Fig. 82. — *Helix nemoralis*, en marche, vu du côté droit. I, anus; II, orifice génital hermaphrodite; III, tentacules antérieurs; IV, tentacules postérieurs (oculifères); V, orifice pulmonaire à son maximum d'extension.

Ces animaux sont généralement aériens, parfois d'eau douce, exceptionnellement marins. Ils sont répandus sur toute la terre au nombre d'environ 6,000 espèces. Le plus souvent, ils sont engourdis pendant une partie de l'année (l'été, dans les pays chauds; l'hiver, dans les pays froids); l'hibernation, pendant laquelle le cœur ne bat guère plus de deux fois par minute, dure un peu plus d'un tiers de l'année dans nos régions.

Il y a deux sous-ordres de Pulmonés : *Basommatophora* et *Stylommatophora*.

1er sous-ordre : **Basommatophora.**

Pulmonés tous testacés (et à coquille externe), pourvus d'une seule paire de tentacules non invaginables, à la base desquels sont les yeux (fig. 48); l'estomac est (au moins partiellement) fort musculaire; le pénis est assez éloigné de l'orifice femelle (sauf chez *Amphibola* et *Siphonaria*).

Famille Auriculidæ.

Animaux terrestres, le plus souvent maritimes; orifice respiratoire très en arrière; orifices mâle et femelle très éloignés.

Alexia, Lamarck : *A. myosotis*, Draparnaud : bords de l'Océan Atlantique et de la Méditerranée. — *Pedipes*, Adanson. — *Carychium*, Müller. — *Melampus*, Montfort. — *Otina*, Gray, est voisin.

Famille Amphibolidæ.

Masse viscérale et coquille enroulées en spirale; un opercule; animaux aquatiques, marins.

Amphibola, Schumacher : *A. nux avellanæ*, Chemnitz; Nouvelle-Zélande.

Famille Siphonariidæ.

Masse viscérale et coquille coniques; tentacules atrophiés; animaux marins à respiration aquatique.

Siphonaria, Sowerby (fig. 83). Lames branchiales secondaires au plafond de la cavité palléale : *S. algesiræ*, Quoy et Gaimard; sud de l'Europe. — *Gadinia*, Gray. Pas de branchie : *G. Garnoti*, Payraudeau; Méditerranée.

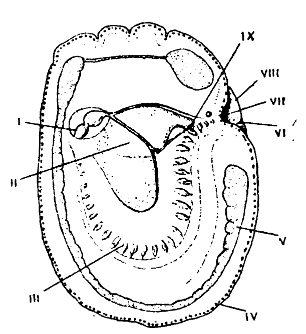


Fig. 83. — *Siphonaria algesiræ*, sans sa coquille, vu dorsalement, les organes de la cavité palléale aperçus par transparence, grossi. I. cœur dans le péricarde; II, rein; III, branchie; IV, bord du manteau; V, muscle « collumellaire »; VI, anus; VII, orifice pulmonaire, à gauche duquel est la papille osphradiale; VIII, bord inférieur de cet orifice (pavillon respiratoire); IX, orifice du rein.

Famille Limmæidæ.

Animaux d'eau douce, à respiration aérienne; orifice pulmonaire sur le côté, pourvu d'un « pavillon respiratoire » très développé; orifices mâle et femelle assez éloignés.

Limnæa, Linné (fig. 48). Masse viscérale enroulée en spirale, dextre, saillante : *L. stagnalis*, Linné; eaux douces d'Europe. — *Amphipeplea*, Nillsson. — *Physa*, Draparnaud, Masse viscérale enroulée en spirale saillante, sénestre : *P. fontinalis*, Linné; eaux douces d'Europe. — *Planorbis*, Guettard. Masse viscérale enroulée en spirale dans un même plan : *P. corneus*, Linné; eaux douces d'Europe. — *Ancylus*, Geoffroy. Masse viscérale conique.

2[e] sous-ordre : **Stylommatophora.**

Pulmonés pourvus (sauf *Athoracophorus*) de deux paires de tentacules invaginables, les postérieurs portant les yeux à leur sommet; orifices mâle et femelle confondus (sauf dans *Vaginulus*, *Onchidium* et *Peronia*) ; pas d'osphradium.

Famille Succineidæ.

Tentacules antérieurs très réduits; orifices génitaux mâle et femelle distincts, mais contigus.

Succinea, Draparnaud : *S. putris*, Linné ; Europe.

La famille *Athoracophoridæ* (*Athoracophorus*, Gould) est voisine.

Famille Helicidæ.

Spire peu allongée; coquille externe; appareil génital généralement pourvu d'un dard et de vésicules multifides (fig. 45); orifice génital sous le tentacule droit (fig. 82, II).

Helix, Linné : *H. aspersa*, Müller; Europe. — *Hemphillia*, Binney et Bland. — *Bulimus*, Scopoli. — Le genre *Cæcilianella*, Férussac, est voisin.

La famille *Philomycidæ* (sans coquille) est voisine.

Famille Arionidæ.

Animal nu; orifice génital sous l'ouverture pulmonaire.

Arion, Férussac. Coquille représentée par des granulations calcaires sous le manteau : *A. empiricorum*, Férussac; Europe.

Famille Pupidæ.

Spire allongée ; coquille externe; conduit mâle sans vésicules multifides.

Pupa, Draparnaud. Spire obtuse; enroulement généralement dextre : *P. muscorum*, Linné; Europe. — *Clausilia*, Draparnaud. Spire aigue; enroulement sénestre; pièce accessoire élastique fermant la coquille : *C. plicatula*, Draparnaud ; Europe. — *Vertigo*, Müller. — *Zospeum*, Bourguignat.

Famille Limacidæ.

Spire courte; coquille souvent recouverte ou interne; conduits

génitaux sans vésicules multifides; orifice génital sous le tentacule droit.

Limax, Linné. Manteau réduit, coquille interne : *L. maximus*, Linné; Europe. — *Vitrina*, Draparnaud. — *Parmacella*, Cuvier.

Famille Testacellidæ.

Pharynx protractile; pas de mandibules; région cervicale (nuque) très allongée.

Glandina, Schumacher. Masse viscérale enroulée avec une grande coquille spirale : *G. algira*, Bruguière; sud de l'Europe. — *Daudebardia*, Hartmann. Masse viscérale et coquille petites; orifice génital entre la tête et l'orifice respiratoire. — *Testacella*, Cuvier. Manteau très petit, tout en arrière; orifice génital près du tentacule droit : *T. haliotoides*, Draparnaud; Europe méridionale.

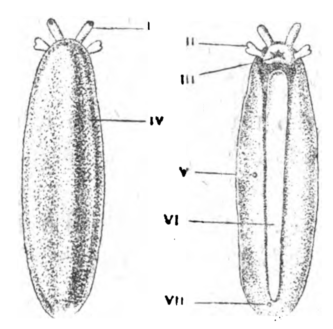


Fig. 84. — *Vaginulus luzonicus*, à gauche, vu dorsalement. à droite, vu ventralement; d'après Souleyet; I, tentacule postérieur; II, tentacule antérieur; III, bouche; IV, manteau; V, orifice génital femelle; VI, pied; VII, anus.

Famille Vaginulidæ.

Animaux nus, sans coquille; orifice femelle à droite, à mi-longueur (fig. 84).

Vaginulus, Férussac. Anus postérieur : *V. luzonicus*, Souleyet (fig. 84) — *Atopos*, Simroth. Anus voisin de l'orifice femelle.

Famille Onchidiidæ.

Animaux marins, nus, sans coquille; orifice femelle et anus voisins, à l'extrémité postérieure.

Onchidium, Buchanan : *O. celticum*, Cuvier; côtes de l'Océan Atlantique.

IV. — Bibliographie.

1. — *Travaux sur plusieurs groupes et sur le développement :*

Souleyet, Voyage de la Bonite, Zoologie, t. II, 1852. (Est encore aujourd'hui la plus importante source d'information sur l'organisation du groupe entier.)— Hilger, Beiträge zur Kenntniss des Gastropodenauges (*Morph. Jahrb.*, Bd. X, 1885). —

Willem, Observations sur la vision et les organes visuels de quelques Mollusques Prosobranches et Opisthobranches (*Arch. de biol.*, t. XII, 1892). — Leydig, Ueber das Gehörorgan der Gasteropoden (*Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd. VII, 1871). — Lacaze-Duthiers, Otocystes ou capsules auditives des mollusques (Gastéropodes) (*Arch. de zool. expér.*, série 1, t. I, 1872). — Houssay, Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes (*Arch. de zool. expér.*, série 2, t. II, 1884). — Grobben, Die Pericardialdrüse der Gastropoden (*Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. IX, 1890). — Baudelot, Recherches sur l'appareil générateur des mollusques gastéropodes [*Ann. des Sc. nat.* (*Zoologie*), série 4, t. XIX, 1863]. — Fol, Sur le développement des Gastéropodes pulmonés [*Arch. de zool. expér.*, série 1, t. VIII, 1880 (où se trouve la liste de tous les travaux antérieurs sur le développement des Gastropodes)]. — Sarasin, Entwickelungsgeschichte der Bithynia tentaculata (*Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg*, Bd. VI, 1882). — Patten, The Embryology of Patella (*Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. VI, 1885). — Salensky, Études sur le développement du Vermet (*Arch. de biol.*, t. VI, 1887). — Erlanger, Zur Entwicklung von Paludina vivipara (*Morph. Jahrb.*, Bd. XVII, 1891). — Erlanger, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gasteropoden (*Mitth. Zool. Stat. Neapel*, Bd. X, 1892).

2. — *Streptoneures :*

Bouvier, Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches [*Ann. d. Sc. nat.* (*Zool.*), série 7, t. III, 1887]. — Carrière, Die Fussdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefäss-system der Lamellibranchier und Gastropoden (*Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd. XI, 1882). — Bernard, Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches [*Ann. d. Sc. nat.* (*Zool.*), série 7, t. IX, 1890]. — Osborn, Of the Gill in some Forms of Prosobranchiate Mollusca (*Stud. from Biol. Lab. John Hopkins Univ.*, vol. III, 1885). — Perrier, Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches [*Ann. d. Sc. nat.* (*Zool.*), série 7, t. VIII, 1889]. — Gibson, Anatomy and Physiology of Patella vulgata (*Tr. Roy. Soc. Edinburgh*, vol. XXXII, 1885). — Wegmann, Notes sur l'organisation de la Patella vulgata (*Rec. zool. suisse*, t. IV, 1886). — Haller, Untersuchungen über marine Rhipidoglossen (*Morph. Jahrb.*, Bd. IX, 1883) — Wegmann, Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides (*Arch. de zool. expér.*, série 2, t. II, 1884). — Boutan, Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle (*Arch. de zool. expér.*, série 2, t. III*bis*, 1886). — Bergh, Die Titiscanien (*Morph. Jahrb.*, Bd. XVI, 1890). — Haller, Die Morphologie der Prosobranchier gesammelt durch die Vettor Pisani (*Morph. Jahrb.*, Bd. XIV, XVI, XVIII, 1888-92). — Lacaze-Duthiers, Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets [*Ann. d. Sc. nat.* (*Zool.*), série 4, t. XIII, 1860]. — Garnault, Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans (*Actes Soc. linn. Bordeaux*, 1887). — Bernard, Recherches sur Valvata piscinalis (*Bull. Sc. France et Belgique*, t. XXII, 1890). — Bouvier, Étude sur l'organisation des Ampullaires [*Mém. Soc. Philom.* (centenaire), 1888]. — Müller, Ueber Synapta digitata und über die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Berlin, 1852. — Gegenbaur, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig, 1855. — Grenacher, Die Augen der Heteropoden (*Abhandl. Naturforschender Gesellschaft Halle*, Bd. XVII, 1886).

3. — *Euthyneures :*

VAYSSIÈRE, Recherches anatomiques sur les mollusques de la famille des Bullidés [*Ann. d. Sc. nat.* (*Zoologie*), série 6, t. IX, 1880]. — VAYSSIÈRE, Recherches zoologiques et anatomiques sur les mollusques opistobranches du golfe de Marseille [*Ann. Mus. Marseille* (*Zoologie*), t. II et III, 1885-1888]. — LACAZE-DUTHIERS, Anatomie et physiologie du Pleurobranche orange [*Ann. d. Sc. nat.* (*Zoologie*), série 4, t. XI, 1859]. — MAZZARELLI, Ricerche sulla morfologia e fisiologia dell' apparato riproduttore nelle Aplysiæ del golfo di Napoli (*Atti R. Accad. Sc. Napoli*, série 2, vol. IV, 1891). — BOAS, Spolia Atlantica. Bidrag tie Pteropodernes Morfologi og Systematik (*Vid. Selsk. Skr.* 6 Række, *Naturvid. og math. afd.*, IV. Kjobenhavn, 1886).— PELSENEER, Report on the Pteropoda, Anatomy (*Zool. Challenger Expedit.*, part LXVI, 1888). — ALDER and HANCOCK, A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca. London, 1845-1855. — TRINCHESE, Æolididæ e famiglie affine (*Atti R. Accad. dei Lincei*, anno CCLXXIX, 1882). — BERGH, Die Kladohepatischen Nudibranchier [*Zool. Jahrb.* (*Abth. f. System.*), Bd. V, 1890]. — HANCOCK, On the anatomy of Doridopsis (*Trans. Linn. Soc. London*, vol. XXV, 1865). — LEIDY, Special anatomy of the terrestrial Gasteropoda of the United States (in BINNEY, The terrestrial Air-breathing Mollusks of the United States, vol. I). Boston, 1851. — NALEPA, Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren (*Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien*, Bd. LXXXVII, 1883). — DE LACAZE-DUTHIERS, Du système nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques (*Arch. de zool. expér.*, série 1, t. I, 1872). — HENCHMAN, The origin and development of the central nervous system in Limax maximus (*Bull. Mus. Compar. Zool. Cambridge*, vol. XX, 1890). — BARFÜRTH, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber (*Arch. f. Mikr. Anat*, Bd. XXII, 1882). — BROCK, Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der Stylommatophoren Pulmonaten (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLIX, 1886). — JOYEUX-LAFFUYE, Organisation et développement de l'Oncidie (*Arch. de zool. expér.*, série 1, t. X, 1882). — DE LACAZE-DUTHIERS, Histoire de la Testacelle (*Arch. de zool. expér.*, série 2, t. V, 1887). — PLATE, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken [*Zool. Jahrb.* (*Abth. f. Anat. und Ontog.*), Bd. V, 1891].

Classe 3 : SCAPHOPODA, Bronn.

Synonymie : *Solenoconcha*, Lacaze-Duthiers.

Mollusques à sexes séparés et à tête assez rudimentaire, dont les bords du manteau sont soudés ventralement de façon à former un tube ouvert antérieurement et postérieurement, renfermant tout le reste du corps et recouvert d'une coquille de la même forme. — Type : le Dentale.

I. — MORPHOLOGIE

1. Conformation extérieure et téguments. — La forme générale du corps est allongée, légèrement courbée, à concavité dorsale. Par suite

de la soudure ventrale de ses bords latéraux, le *manteau* forme une cavité palléale tubuleuse, à deux orifices terminaux, dont l'antérieur est le plus grand. Cette cavité palléale est souvent réduite à un étroit canal, dans les portions moyenne et postérieure, par suite de l'extension dans le manteau, du foie, des glandes génitales et même du rein (surtout chez les *Siphonodentalium*).

La partie antérieure du corps ou *région céphalique*, recouverte par le manteau (fig. 86, XVI), est située dorsalement (au côté concave); elle forme une sorte de saillie tubuleuse ou « trompe » non invaginable, à ouverture antérieure, parfois entourée de lobes découpés ou palpes multiples (fig. 86, I). Cette trompe présente latéralement deux poches creuses ou « abajoues » (fig. 85, V). En arrière et dorsalement, se trouvent deux lobes tentaculaires symétriques, plus ou moins aplatis (fig. 85, IV), portant un grand nombre de filaments ciliés (captacules) renflés à leur extrémité; ces filaments sont dirigés en avant et exsertiles; ils se régénèrent lorsqu'ils sont perdus, d'où la taille différente qu'ils peuvent présenter.

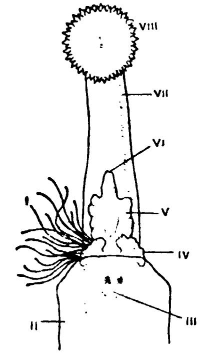


Fig. 85. — Région antérieure de *Siphonodentalium*, vu dorsalement, grossi. I, captacules, II, manteau; III, emplacement de la radule; IV, lobes tentaculaires (celui de droite dépouillé de ses filaments); V, abajoues; VI, bouche; VII, pied; VIII, son disque terminal épanoui.

Le *pied* est long, cylindrique, dirigé en avant, pouvant faire saillie par l'orifice palléal antérieur; il est terminé par trois lobes : un médian conique et deux latéraux, aliformes, parfois plissés longitudinalement; ou bien par un disque rétractile (fig. 85), à bord papilleux, parfois pourvu d'un tentacule filiforme en son milieu (*Pulsellum*).

2. **Système nerveux et organes des sens.** — Le système nerveux comprend quatre paires de centres, plus le stomatogastrique. Les ganglions cérébraux sont accolés l'un à l'autre dorsalement à l'œsophage; ils innervent notamment les lobes tentaculaires. Chacun d'eux est juxtaposé au ganglion pleural correspondant (fig. 86, XIV), qui innerve le manteau. Les ganglions cérébral et pleural sont réunis au centre pédieux par un long connectif commun qui ne se bifurque qu'à l'entrée dans les ganglions cérébral et pleural. Les deux centres pédieux sont situés dans le pied (fig. 86, III) et accolés l'un à l'autre. — La commissure viscérale naît des centres

pleuraux; elle est assez longue et présente postérieurement deux centres viscéraux symétriques (fig. 86, IX), simples renflements ganglionnaires de forme mal définie, situés de part et d'autre de l'anus sous les téguments et réunis par une commissure passant en avant du rectum. — Des ganglions cérébraux naît la commissure labiale infra-œsophagienne, portant de chaque côté un ganglion (VI), dont sort une branche de la commissure stomato-gastrique proprement dite. Celle-ci passe entre le bulbe buccal et l'œsophage (au côté ventral de celui-ci); sur son milieu se trouvent deux ou quatre ganglions symétriques; de la commissure stomato-gastrique naît, de chaque côté, un nerf se rendant à l'organe subradulaire, sous lequel il se termine par un petit ganglion.

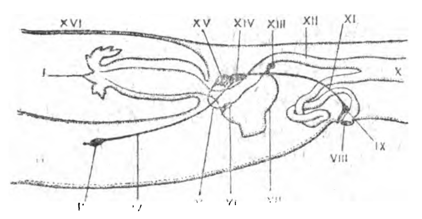


Fig. 86. — Partie moyenne d'un *Dentalium*, vu du côté gauche, grossi. I, bouche; II. pied; III, ganglion pédieux; IV, connectif pédieux; V, commissure labiale et VI, son ganglion ; VII, masse buccale ; VIII, anus ; IX, ganglion viscéral; X, estomac; XI, commissure viscérale; XII, œsophage; XIII, ganglion stomato-gastrique, dont le commissure naît du ganglion de la commissure labiale (VI); XIV, ganglion pleural; XV, ganglion cérébral; XVI, partie antérieure du manteau.

Les trois *organes sensoriels* différenciés sont les filaments tentaculaires ou captacules, l'organe subradulaire et les otocystes.

Les tentacules (vraisemblablement organes tactiles et olfactifs) sont dorsaux et ont la forme de lobes, sur lesquels sont portés un grand nombre d'appendices filiformes, dont l'extrémité renflée est un peu creusée latéralement. Dans chacun de ces « captacules » se trouve un ganglion terminal et un système de cellules ganglionnaires dont les prolongements sont unis à des éléments neuro-épithéliaux situés dans le creux susmentionné.

L'organe subradulaire est une saillie ciliée située au côté ventral de la cavité buccale, en face de la mandibule et sous laquelle la commissure stomato-gastrique envoie deux petits ganglions; l'épithélium de cette saillie renferme des terminaisons nerveuses.

Les otocystes sont situés dans le pied, sur la face postérieure des ganglions pédieux.

3. **Système digestif.** — La trompe (fig. 85, 86), conduit à la cavité buccale véritable située dans le tronc, à la base du pied (fig. 86, VII).

Cette cavité présente dans son intérieur une mâchoire dorsale impaire et une radule ventrale; le sac de la radule est court, mais ses cartilages et ses muscles sont puissants et forment ainsi une masse buccale volumineuse (fig. 86, VII). L'œsophage est assez court et présente deux grandes poches latérales symétriques, dirigées ventralement, correspondant aux poches œsophagiennes des Placophores et des Aspidobranches. L'estomac n'est que la portion arquée du canal digestif, dans laquelle vient déboucher le foie. Celui-ci, situé en arrière du tube intestinal est formé de cæcums rayonnants, réunis en deux lobes, qui s'étendent dans les côtés du manteau et s'ouvrent côte à côte à droite et à gauche dans le canal alimentaire. Chez *Siphonodentalium*, la masse principale en est située en avant des glandes génitales, et deux longs cæcums parallèles la continuent postérieurement jusqu'à l'extrémité : la symétrie apparente du foie n'y existe pas et tous les cæcums se dirigent, en rayonnant, à gauche, où ils débouchent par un seul orifice L'intestin est recourbé en avant (fig. 86) et forme quelques anses toutes contenues dans la masse antérieure du corps, près de la cavité buccale; il débouche au dehors en arrière de la commissure viscérale, sur la ligne médiane, après avoir reçu du côté droit, une glande anale.

4. **Sytème circulatoire.** — L'appareil circulatoire est excessivement simple dans sa structure : il ne présente pas de vaisseaux différenciés ni de cœur possédant un ventricule à parois musculaires très développées. Tout au plus, y a-t-il au voisinage du rectum une partie plus contractile, sans « vaisseaux » afférents ni efférents, continue avec le reste des espaces sanguins. Ceux-ci sont des sinus sans endothélium, répartis dans les différentes parties du corps, et dont les principaux sont le périanal, le pédieux, le viscéral et les palléaux dont les parties dorsale antérieure et ventrale postérieure médianes, plus limitées, ont l'apparence de vaisseaux.

Il n'y a pas d'avantage d'appareil respiratoire spécialisé. La respiration s'effectue par la paroi intérieure du manteau, plus particulièrement vers la région ventrale antérieure.

5 **Système excréteur.** — Il y a deux reins symétriques; ils sont situés en avant de la glande génitale, à la face ventrale de la région moyenne du corps et s'étendent un peu latéralement. Ce sont deux sacs à parois peu plissés, peu étendus en longueur, entre la masse

intestinale et l'estomac. Ils s'ouvent au dehors de part et d'autre de l'anus.

6. **Système reproducteur.** — Les sexes sont séparés ; la glande génitale impaire médiane est très allongée, occupant toute la portion postérieure et dorsale du corps, sous les muscles rétracteurs. Elle est divisée en lobes transversaux symétriques. Son extrémité antérieure se rétrécit en conduit infléchi vers la droite et débouche dans le rein de ce côté.

7. **Développement.** — Les œufs pondus isolés, se segmentent irrégulièrement après la fécondation : les cellules ectodermiques se multiplient beaucoup plus rapidement que la grosse cellule endodermique, assez longtemps unique (fig. 6). Quand celle-ci se segmente à son tour, il y a invagination des cellules endodermiques qu'elle produit et formation d'une gastrula à large blastopore. Ce dernier se trouve primitivement à l'extrémité postérieure de l'embryon. Celui-ci s'allonge et acquiert antérieurement une houppe ciliée et autour d'elle, des cercles ciliés multiples (quatre) parallèles qui se réduisent à mesure qu'ils deviennent plus saillants, en formant le « voile » locomoteur.

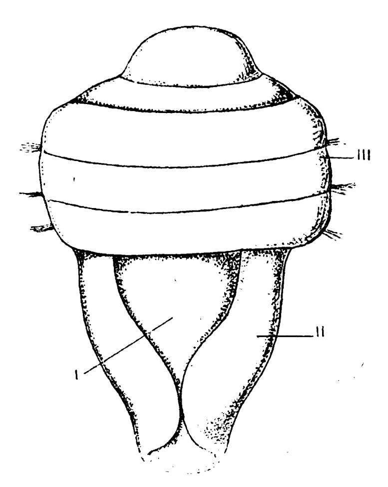


Fig. 87. — Larve de *Dentalium*, âgé d'un jour et demi, vue ventralement, × 110; d'après Kowalevsky. I, pied; II, lobe gauche du manteau ; III, velum.

Le blastopore reste ouvert et se rapproche peu à peu de l'extrémité antérieure, par la face ventrale. Au côté dorsal naissent deux saillies palléales latérales, parallèles et symétriques, s'étendant latéralement vers le côté ventral (fig. 87, II), où elles finissent par se réunir. La coquille sécrétée par ce manteau, d'abord en forme de coupe, prend, comme celui-là, celle d'un tube, par suite de la soudure de ses bords latéraux. La coquille embryonnaire renflée se voit encore à l'extrémité initiale de certains *Siphonodentalium*.

A la face ventrale apparaît une saillie, le pied (fig. 87, I), qui s'allonge en avant et à l'aide de laquelle l'animal peut ramper après

la disparition du voile. Les ganglions cérébraux naissent par deux invaginations ectodermiques profondes, symétriques, dans le champ vélaire; les otocystes, par invagination à la surface du pied, et les ganglions pédieux, après les otocystes, par épaississements ectodermiques.

La cavité endodermique donne naissance à l'estomac et à l'intestin; le foie se développe aux dépens de la paroi stomacale. L'anus ne se perce que fort tard.

II. — Ethologie.

Tous les Scaphopodes sont des animaux marins, fouisseurs, laissant généralement sortir du fond leur extrémité postérieure.

Ils se nourrissent surtout d'organismes très inférieurs : Diatomées, Protozoaires. Il en existe environ une centaine d'espèces, réparties dans toutes les mers, depuis le littoral jusque vers une profondeur de 4,000 mètres. L'existence des Scaphopodes est connue depuis le Dévonien.

III. — Systématique.

La classe des Scaphopodes est fort homogène et ne renferme que trois genres assez voisins l'un de l'autre; ces genres sont rangés dans une seule famille : *Dentaliidæ*, dont les caractères sont par conséquent ceux de la classe.

Dentalium, Linné. — Pied présentant à son extrémité deux lobes latéraux aliformes : *D. entalis*, Linné; Océan et Méditerranée.

Siphonodentalium, Sars. — Pied terminé par un disque rétractile concave (fig. 85) : *S. vitreum*, Sars; Océan Atlantique septentrional.

Pulsellum, Stoliczka. — Pied terminé par un disque rétractile pourvu d'un tentacule central : *P. lofotense*, Sars; Océan Atlantique septentrional.

IV. — Bibliographie.

Lacaze-Duthiers, Histoire de l'organisation et du développement du Dentale [*Ann. d. Sci. nat.* (*Zoologie*), sér. 4, t. VI, VII, VIII, 1856-1858] — Sars, Om Siphonodentalium vitreum (*Univ. Progr.*, Christiania, 1861). — Sars, Malacozoologiske Jagttaggelser (*Vid. Selsk. Forhandl.*, 1865). — Plate, Ueber den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen (*Zool. Jahrb. Abth. f. Morph.*, Bd. V, 1892). — Kowalesky, Etudes sur l'Embryogénie du Dentale (*Ann. du Musée de Marseille* (*Zoologie*), t. I, 1883).

Classe 4 : LAMELLIBRANCHIA, Blainville.

Synonymie: *Acephala testacea*, Cuvier; *Conchifera*, Lamarck; *Pelecypoda*, Goldfuss; *Lipocephala*, Lankester.

Mollusques à région céphalique rudimentaire, à manteau divisé en deux lobes symétriques, droit et gauche, recouvrant et renfermant entièrement le corps et portant chacun une valve coquillière. — Type : La Moule.

I. — Morphologie.

1. **Conformation extérieure et téguments.** — 1° Le *manteau* est formé de deux lobes attachés dorsalement au tronc et s'étendant latéralement jusqu'au point de pouvoir se rejoindre au delà du pied. Il est normalement assez mince, ne comprenant entre ses épithéliums interne et externe que du tissu conjonctif et des fibres musculaires; exceptionnellement, les glandes génitales s'y étendent dans les deux lobes (*Mytilidæ*), ou seulement dans le lobe droit (*Anomiidæ*). Sa surface intérieure peut présenter des modifications glandulaires, dont les principales sont les glandes hypobranchiales, spéciales aux Protobranchiés, où elles sont situées postérieurement, en dehors des branchies.

Les bords du manteau sont simples (*Nucula*, fig. 94), ou à duplicatures — au nombre de trois, généralement (fig. 88) — dont l'intérieure est rabattue en dedans chez les *Pectinidæ*, sous forme de « voile » (fig. 110). Ils présentent alors des glandes, des taches pigmentées et des organes sensoriels divers : papilles, tentacules, yeux Les deux lobes ont leurs bords libres, l'un par rapport à l'autre, sur toute leur étendue, dans *Nucula* (fig. 94), les *Anomiidæ*, *Arcidæ* (fig. 109), *Trigoniidæ*, *Pectinidæ* (fig. 110). Dans tout le reste du groupe, ils sont partiellement unis l'un à l'autre par la concrescence de leurs bords, localisée en une, deux ou trois places plus ou moins étendues (fig. 88). Il n'existe qu'un point d'union dans les *Solenomyidæ* (fig. 108), *Aviculidæ*, *Ostreidæ*, *Entovalva* (fig. 117), *Mytilidæ*, *Carditidæ*, *Astartidæ*, *Crassatellidæ*, la plupart des *Lucinidæ* (fig. 111), des Najades (fig. 112) et certains *Cyrenidæ* (*Pisidium*) — Cette soudure se trouve à la partie postérieure et y détermine un orifice situé en regard de l'anus : c'est l'orifice anal ou exhalant (servant à la sortie des fèces, de l'eau respi-

ratoire, etc.), séparé du reste de l'ouverture palléale, par lequel entre l'eau alimentaire et respiratoire et fait saillie le pied ; de là le nom de « biforés » donné aux formes dont le manteau est ainsi constitué (il faut remarquer que dans beaucoup de Najades, cet orifice s'est divisé en deux, dont le plus antérieur est situé dorsalement (fig. 112, XIV et XVII) et dont le plus postérieur — topographiquement — est le véritable orifice anal.)

Outre cette première soudure, il en existe une seconde dans les *Dreissensiidæ*, *Mutelidæ* et tous les autres Eulamellibranchiés et Septibranchiés. Cette deuxième soudure est voisine de la première et limite entre elles deux une ouverture juxtaposée à l'orifice anal — que l'on appelle orifice blanchial ou inhalant — et, d'autre part, un troisième orifice (d'où le nom de triforés) antéro-ventral, « pédieux ». Ce dernier est généralement grand, en raison inverse de l'étendue de la deuxième soudure, et directe du développement du pied qui y passe lorsqu'il fait saillie (dans *Kellya* cependant, fig. 88, ce n'est pas le troisième orifice, antérieur, qui sert au passage du pied, mais le deuxième, ventral)

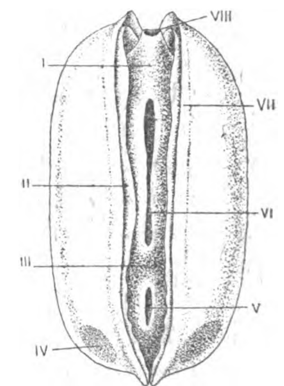


Fig. 88. — *Kellya suborbicularis*, vu ventralement, grossi; d'après Deshayes. I, suture palléale antérieure; II, duplicature moyenne du bord du manteau; III, suture palléale postérieure; IV, adducteur postérieur; V, orifice anal; VI, orifice ventral; VII, duplicature externe du manteau; VIII, orifice antérieur.

Enfin, la deuxième soudure, lorsqu'elle est très allongée, c'est-à-dire quand le pied est aussi devenu rudimentaire, peut présenter un quatrième orifice palléal : c'est le cas pour *Solen*, *Lutraria*, *Glycimeris* et divers Anatinacea (*Myochama*, *Chamostrea*, *Cochlodesma*, *Thracia*, fig. 101, *Pholadomya* et *Aspergillum*).

Les deux orifices palléaux postérieurs (anal et branchial), ou au moins l'anal (dans certains *Lucinidæ*), sont souvent plus ou moins prolongés sous forme de tubes musculaires, extensibles hors de la coquille (dans la plupart des Lamellibranches fouisseurs et perforants). Ces tubes ou « siphons » (fig. 101, 114, 116, 118) peuvent être libres (exemple : *Tellina*, *Scrobicularia*, fig. 118) ou soudés entre eux, partiellement (*Tapes*) ou totalement (*Pholas*, *Teredo*). Le développement des siphons prend parfois une importance

considérable, leur volume pouvant atteindre et dépasser celui du reste du corps; il est poussé à l'extrême dans *Teredo* (fig. 114, 115), où ces organes forment la masse principale de l'animal et renferment les branchies.

Les *muscles palléaux*, qui s'insèrent sur la coquille, forment plusieurs groupes distincts :

A. — Le muscle dit *orbiculaire*, s'étendant tout autour du bord de chaque lobe et servant de rétracteur de ces bords.

B. — Une partie spécialisée de ce muscle, au côté postérieur, à son origine sur les siphons, dont elle constitue le *rétracteur*, développé proportionnellement à ceux-ci et interrompant la ligne courbe que forme le muscle orbiculaire.

C. — Les *adducteurs* de la coquille, au nombre de deux au plus; l'antérieur, dorsal et antérieur à l'ouverture buccale (fig. 111, 112, etc.), apparaît le premier dans le développement (*Mytilus*, fig. 102, *Modiolaria*, *Ostrea*, *Pecten*, *Montacuta*, *Cardium*, *Dreissensia*, *Pisidium*, Najades, fig. 104); il diminue d'importance chez les *Mytilidæ* adultes (il est même nul dans *M. latus*), est très réduit ou généralement nul dans les *Anomiidæ* et les Pseudolamellibranchiés, très réduit dans *Teredo* (fig. 115) et nul dans *Etheria* et *Tridacna* (fig. 113) adultes. L'adducteur postérieur est ventral et antérieur à l'anus. Lorsque le muscle antérieur se réduit et disparaît chez l'adulte, le postérieur devient plus ventral (dans les formes, de différents groupes, dites monomyaires).

Ces deux muscles adducteurs produisent, par leur contraction, le rapprochement des deux valves et la fermeture de leur coquille; aussi se réduisent-ils quand les valves perdent leur mobilité (*Galeomma*); ils sont nuls chez *Chlamydoconcha* et *Aspergillum*. Ces muscles sont généralement perpendiculaires à la surface des valves; ils sont cependant très obliques chez les Lamellibranches fixés sur un côté : *Anomia*, *Pecten*. Leurs fibres sont attachées sur les cellules épithéliales dont la cuticule calcifiée forme la coquille. Ces fibres peuvent souvent constituer, dans chaque adducteur, deux parties distinctes, à aspect différent, la plus excentrique étant formée de fibres à apparence striée, surtout dans les Pseudolamellibranchiés à contractions rapides (nageurs) : *Pecten* (fig. 110), *Lima*.

La force absolue des muscles adducteurs est analogue à celles des muscles des Vertébrés; dans certains cas, ils résistent à la traction d'un poids égal à plusieurs milliers de fois celui de l'animal (sans sa coquille).

D. — Dans les Siphonés, les brides palléales séparant les orifices branchial et pédieux présentent souvent des faisceaux musculaires (croisés) allant du bord d'une valve à celui de l'autre et constituant ainsi des brides adductrices accessoires (exemple : *Donax*, *Solenocurtus*). Chez les formes à manteau très fermé (dites « enfermées » exemple : *Saxicava*), ces muscles existent d'une façon continue, sur tout le long du bord ventral des valves (entre l'orifice branchial et le pédieux).

La *coquille* est formée de deux valves correspondant chacune à un lobe palléal; la couche intérieure (nacrée, avec les productions pathologiques appelées perles) est produite par toute la face interne du manteau; la partie extérieure, par les bords de ce dernier. Généralement symétriques, les valves sont fort asymétriques dans certains *Arca*, les *Anomiidæ*, *Pecten*, *Ostrea*, *Corbula*, *Chama*, *Pandora*, *Myochama*, etc. Chez un certain nombre de formes assez spécialisées, elles ne se joignent pas parfaitement au bord ventral et sont « bâillantes » : *Pholadidæ*, *Gastrochænidæ*, etc. Elles se joignent au contraire parfaitement au bord dorsal, où elles s'engrènent l'une dans l'autre par des dents et fossettes constituant la charnière; elles sont, en outre, toujours réunies (sauf chez les *Pholadidæ* et *Teredinidæ*) par un ligament de nature chitineuse, interne ou externe (partie non calcifiée de la cuticule palléale, c'est-à-dire de la coquille originellement unique); l'action de ce ligament combat celle des adducteurs et tend par conséquent à faire bâiller la coquille. Dans des cas exceptionnels, les deux valves se soudent dorsalement (quelques *Pinna* adultes); mais les bords du manteau ne se soudant pas entièrement au côté ventral, les deux valves ne se réunissent jamais l'une à l'autre de ce côté et ne forment jamais un tube d'une pièce, comme la coquille de *Dentalium*. Les bords du manteau se rabattent extérieurement sur la coquille chez les *Galeommidæ* et chez *Entovalva* (parasite interne).

Dans différentes formes, surtout quand la coquille est bâillante et le manteau très fermé et pourvu de siphons, les parties saillantes hors de la coquille produisent des pièces protectrices accessoires : indépendantes de la coquille, comme les pièces dorsales des *Pholas* (de une à cinq) et le tube calcaire de *Teredo* et *Fistulana*, ou bien soudées à la coquille : tube de *Aspergillum* (où les valves sont elles-mêmes soudées l'une à l'autre, dorsalement) et de *Pholadidea*. Dans *Teredo*, deux pièces calcaires mobiles (à muscles spéciaux) prennent également

10

naissance symétriquement, à droite et à gauche de l'extrémité libre de la masse siphonale (fig. 114, II) : « palettes ».

Les valves présentent généralement sur leur face interne l'impression des muscles palléaux (orbiculaire, siphonaux, adducteurs) et des rétracteurs du pied.

2° Le *pied*, comme dans les classes précédentes, est une saillie musculaire de la face ventrale, de forme et de puissance très variables. Dans la masse du pied s'étendent très habituellement les viscères, au moins le tube digestif et le foie et les glandes génitales, plus superficielles. Quand l'organe est très mobile, des faisceaux musculaires transversaux en joignent les deux faces latérales.

Dans sa conformation primitive, il constitue un cylindre plus ou moins aplati latéralement et terminé par une surface plantaire (Protobranches, fig. 94, 108; *Pectunculus*). Mais le plus généralement, l'organe est terminé ventralement par une carène plus ou moins allongée, avec deux pointes : antérieure et postérieure (*Trigonia*) ou seulement une pointe antérieure (disposition la plus fréquente : *Cardium*, *Tellina*, Najades, fig. 112, etc.). Cette pointe peut s'allonger beaucoup (exemple : *Poromya*, fig. 116) et donner même au pied l'aspect d'un tentacule (beaucoup de *Lucinidæ*, fig. 111) ou d'un long cylindre dirigé en avant et quelquefois terminé par un renflement sans forme constante (*Solen*, *Mycetopus*); l'organe peut ainsi reprendre secondairement une extrémité élargie de reptation (*Lepton*, certains *Erycina*). Dans *Spondylus*, il est terminé par un appendice globuleux, pédonculé. Enfin, le pied peut se rudimenter, dans les genres à locomotion restreinte ou nulle : perforants, à manteau très fermé (*Pholas*, *Teredo*, fig. 114) ou fixés par le byssus ou la coquille (*Pecten*, fig. 110, *Ostrea*, etc.).

Le pied constitue, en effet, l'organe locomoteur et sert surtout à fouir dans le sol meuble et à déplacer lentement l'animal par ses contractions successives, lorsqu'il est appuyé ou fixé par son extrémité antérieure. Les mouvements du pied sont dus à sa turgescence, amenée par l'afflux du sang, et à sa rétraction ultérieure par les muscles rétracteurs.

Le pied ne présente jamais de « pore aquifère » par lequel l'eau entrerait dans le système circulatoire. Mais il possède très généralement sur la ligne médiane, plus ou moins en arrière, un orifice (= le pore pédieux ventral des Gastropodes, fig. 29) menant dans une cavité

« byssogène » où débouche le produit de sécrétion de glandes unicellulaires situées dans le pied. Cette sécrétion, passant entre les cellules épithéliales de la cavité byssogène (fig. 90), se durcit au contact de l'eau, sous forme de fils dont la réunion constitue le byssus. Celui-ci sert à attacher l'animal; mais cette fixation n'est pas invariable (exemples : *Mytilus*, *Dreissensia*, etc.). L'organe byssogène est fort peu développé dans les Protobranches, qui manquent de byssus fonctionnel. A son maximum de spécialisation, il montre une cavité à nombreux plis ou lames intérieures (fig. 89), multipliant la surface de sécrétion et un épais tronc de byssus s'engageant plus ou moins dans un sillon semi-cylindrique creusé sur la carène du pied, en avant de l'orifice du byssus, et dans lequel se trouvent des glandes muqueuses unicellulaires assez volumineuses.

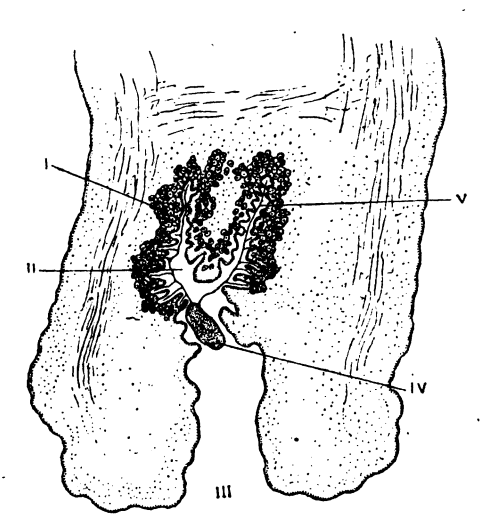


Fig. 89. — Coupe transversale du pied de *Lyonsia*, par l'orifice de la cavité byssogène, × 25. I, glandes byssogènes; II, cavité du byssus; III, orifice du byssus; IV, byssus; V, racines du byssus.

Les formes où le byssus est surtout bien développé chez l'adulte sont : *Anomia*, *Arca* (fig. 109), *Mytilus*, *Avicula*, *Pecten*, divers Myacés (*Saxicava*) et Anatinacés (*Lyonsia*, fig. 89), Cardiacés (*Tridacna*, fig. 113); *Dreissensia*, etc. Chez *Anomia*, le byssus (« ossicule ») revêt un aspect particulier, prend une consistance pierreuse et fait saillie par le côté droit, dans un trou de la valve plate de ce côté. Dans divers cas, l'appareil byssogène entre en régression chez l'adulte (exemples : certains *Unio*, où la cavité byssogène se ferme, fig. 112, IX; *Cyclas*, où elle est fort bien développée, avec son byssus, chez l'embryon). Chez *Entovalva*, l'appareil byssogène paraît modifié en un organe en forme de ventouse (fig. 117, V).

Les muscles *rétracteurs du pied* (et de la masse viscérale y contenue) forment normalement quatre paires (deux antérieures, rétracteurs et protracteurs; une moyenne, élévateurs; une postérieure,

rétracteurs) insérées symétriquement vers le bord dorsal des valves, entre les deux adducteurs. Chez les formes les plus primitives, ces muscles sont très étendus dans le sens longitudinal et forment une série presque continue (certains Protobranches). Ailleurs, ce sont surtout les quatre rétracteurs extrêmes qui sont bien développés, les autres étant rudimentaires ou nuls (fig. 111). En général, les « Monomyaires » (à adducteur unique) n'ont conservé que les rétracteurs postérieurs (fig. 113); ceux-ci n'existent même que d'un côté dans diverses formes, fixés sur une valve (*Pecten*, où il n'y a que le rétracteur gauche, fig. 119, devenu aussi nul dans *P. magellanicus*).

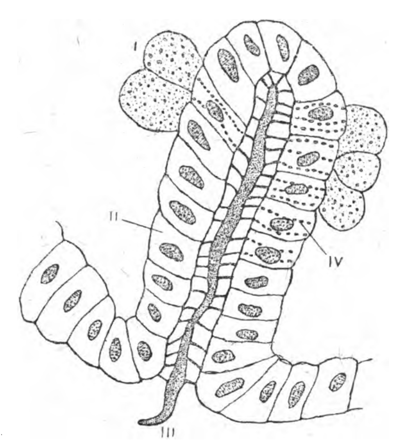


Fig. 90. — Coupe transversale d'un sillon de la cavité byssogéne de *Mo liolaria discors*, × 400; d'après Cattie. I, glandes byssogènes; II, épithélium de la cavité byssogène; III, racines du byssus; IV, secrétion des cellules byssogènes passant entre les cellules épithéliales.

Quand le pied se réduit et que l'appareil byssogène a pris, en compensation, un grand développement, les muscles rétracteurs (postérieurs surtout) s'insèrent sur cet appareil et deviennent ainsi muscles rétracteurs du byssus.

2. **Système nerveux et organes des sens.** — Les différentes paires de ganglions sont toujours assez éloignées l'une de l'autre; elles sont réduites à trois en général; mais dans les Protobranches, il y en a encore quatre distinctes.

La paire cérébrale est supra-œsophagienne; chaque élément en est accolé à un ganglion pleural dans les Protobranches. Les connectifs pédieux, chez ces derniers, sont au nombre de deux de chaque côté : le connectif cérébro pédieux (fig. 91, XIII) et le pleuro-pédieux (II); ils ne sont jamais libres sur toute leur étendue, mais fusionnés (comme dans les Hétéropodes, *Atlantidæ* et les Scaphopodes), sur la moitié de leur longueur, vers le centre pédieux, chez les *Nuculidæ* (fig. 91) et sur presque toute leur longueur dans les *Solenomyidæ*. Chez les autres Lamellibranches, le centre pleural est intimement fusionné avec le cérébral et il n'y a plus qu'un seul connectif pédieux de chaque côté.

La commissure viscérale part des centres pleuraux chez les Protobranches (fig. 91), des centres cérébro-pleuraux chez tous les autres Lamellibranches; elle passe assez superficiellement tout autour de la masse viscéro-pédieuse (fig. 112), en dedans des orifices rénaux, et présente sur sa partie la plus postérieure une paire de ganglions (fig. 91, 112).

Chacune des trois paires principales peut présenter des caractères particuliers, suivant les différentes formes :

1° Les ganglions *cérébraux* (cérébro-pleuraux) sont situés au-dessus de l'orifice buccal, généralement contre la face postérieure de l'adducteur antérieur (fig. 112), lorsqu'il existe. Chez les *Solenomyidæ*, ils se trouvent plus en arrière. Ils sont accolés l'un à l'autre dans les Protobranches, séparés partout ailleurs (fig. 91), sauf chez certains *Mactra* et *Venus*. Ils innervent les palpes, l'adducteur antérieur, la partie antérieure du manteau, et envoient des fibres aux otocystes (fig. 91, 112) et aux osphradies.

2° Les ganglions *pédieux* sont placés, dans la masse pédieuse, plus ou moins loin des cérébraux, toujours accolés l'un à l'autre; ils sont plus ou moins réduits quand le pied s'atrophie (*Teredo*, fig. 115, IV; *Ostrea*).

3° Les ganglions *viscéraux* se trouvent situés, chez les Protobranches, assez bien en avant du muscle adducteur postérieur; ailleurs, contre la face ventrale de ce muscle (*Thracia*, cependant, les a en avant, fig. 101), et dans les formes très spécialisées, en arrière de ce muscle (*Pholas* et surtout *Teredo*, fig. 115, VII). Ces centres sont superficiels et sont guère recouverts que par l'épithélium tégumentaire; toutefois, chez *Lima*, ils sont placés assez profondément dans la masse viscérale. Les deux ganglions viscéraux sont

Fig. 91. — Système nerveux de *Nucula*, vu dorsalement, grossi (la partie moyenne du pied représentée en pointillé). I, ganglion pleural; II, connectif pleuro-pédieux; III, tronc commun des connectifs cérébro-pleuro-pédieux; IV, nerf otocystique; V, ganglion pédieux; VI, ganglion viscéral; VII, nerf palléal postérieur; VIII, osphradium; IX, commissure viscérale; X, otocyste; XI, canal otocystique; XII, orifice extérieur de l'otocyste; XIII, connectif cérébro-pédieux; XIV, nerf palléal antérieur; XV, nerf des palpes; XVI, ganglion cérébral.

originairement séparés : Protobranches (fig. 91), *Anomiidæ*, la plupart des *Arca* et des *Mytilidæ*, *Avicula*, *Ostrea* et certains *Lucinidæ* (*Montacuta*); ils sont, au contraire, juxtaposés dans *Pectunculus*, *Limopsis*, certains *Arca*, les *Trigoniidæ*, *Modiolaria*, *Pectinidæ*, la généralité des Eulamellibranches et les Septibranches. Ils innervent les branchies, le cœur (par un nerf récurrent autour de l'adducteur), l'adducteur postérieur, la partie postérieure du manteau et les siphons.

Il n'y a pas de système stomato-gastrique différencié; les deux branches de la commissure viscérale donnent naissance, par leur face médiane, à des filets se rendant au tube digestif.

Organes des sens. — *A*. La *sensibilité tactile* est surtout localisée sur les parties les plus exposées, c'est-à-dire les bords du manteau, dans lequel court le nerf circumpalléal, résultant de la jonction du nerf palléal antérieur (sortant du ganglion cérébro-pleural) et du nerf palléal postérieur (sortant du ganglion viscéral). Ces bords portent très fréquemment des papilles sensorielles ou des tentacules plus ou moins développés, sur tout leur pourtour (*Solenomya*, fig. 108, *Lepton*, *Pecten*, fig. 110, et surtout *Lima*, où ils sont longs, contractiles et disposés en rangs multiples). Ces papilles sont, quand il y a soudure des bords palléaux, localisées au côté postérieur, à l'entrée de l'eau respiratoire (fig. 112), ou aux bords des siphons, ou autour des deux, formant une couronne tentaculaire (exemples : *Cardium*, *Tapes*, *Corbula*, *Poromya*, fig. 116). Parfois, il y a des tentacules isolés très développés : au bord antérieur (jonction des deux lobes), un tentacule médian chez *Lepton* et *Galeomma*, deux symétriques chez *Solen*; au bord postérieur, deux symétriques : *Solenomya*; un latéral droit : *Leda*.

Les palpes labiaux ne sont pas des organes tactiles très spécialisés et ont plutôt un rôle accessoire dans l'alimentation qu'un rôle sensoriel.

B. *Organes « olfactifs »* : osphradium et organe palléal. — A la naissance de chaque nerf branchial, contre le ganglion viscéral (donc, généralement sur le muscle adducteur postérieur), se trouve un ganglion accessoire (fig. 91), au-dessus duquel le tégument est modifié en organe sensoriel souvent pigmenté (exemple : *Arca*); l'organe ainsi constitué correspond à l'osphradium des Gastropodes. Sa situation à la base de la branchie rend vraisemblable qu'il sert à l'épreuve de l'eau respiratoire. Le ganglion osphradial reçoit des fibres nerveuses

venant, non du ganglion viscéral, mais du ganglion cérébral, par la commissure viscérale. Un organe accessoire de même nature est situé de part et d'autre de l'anus, sur le muscle adducteur postérieur (en arrière, par conséquent, des osphradies) : dans beaucoup d'Asiphonés (exemples : *Arcidæ*, *Trigoniidæ*, *Pectinidæ*, *Aviculidæ*), souvent avec tendance à l'asymétrie, l'organe droit étant alors le plus développé. Chez les Siphonés, où les branchies réunies cachent le muscle adducteur, l'organe s'est déplacé sur le nerf palléal postérieur et se trouve à l'extrémité intérieure du siphon inhalant, souvent sur un ganglion (dit « siphonal ») développé en ce point ; l'organe est alors une saillie épithéliale en forme de plaque glandulaire et sensorielle (*Leda*, *Donax*, *Pholas*), de lame (*Mactra*, etc.), de houppe (*Tellina*).

C. Otocystes. — Comme dans la généralité des mollusques, ils sont situés dans la masse pédieuse, au voisinage des ganglions pédieux. Dans les Protobranches, ces organes sont de simples enfoncements de l'épithélium superficiel du pied, communiquant avec le dehors par un fin canal qui souvre vers la base antérieure du pied (fig. 91, XI) ; des corps d'origine étrangère (grains de sable) y jouent le rôle de pierres auditives. Ailleurs, les otocystes sont fermés et renferment des pierres multiples (otoconies) : chez les Filibranches et Pseudolamellibranches ; une grosse pierre unique (otolithe) dans les Eulamellibranches et Septibranches, sauf *Saxicava* et les Anatinacés, où un otolithe coexiste avec des otoconies dans chaque otocyste. La paroi de la capsule auditive est formée de cellules « de soutien » ciliées, alternant avec des cellules sensorielles (qui sécrètent également l'humeur remplissant la capsule). Le nerf otocystique (fig. 91, 112) ne naît pas des centres pédieux ; il sort du connectif cérébro-pédieux ; ses fibres viennent du centre cérébral. Certaines formes fixées à demeure, à l'état adulte, manquent d'otocyste (*Ostrea*). Il a été observé que diverses formes (exemple : *Anomia*) perçoivent les sons transmis par l'eau.

D. Yeux. — Il n'existe d'yeux céphaliques chez aucun Lamellibranche adulte, ce qui est dû à la disposition du manteau et de la coquille, recouvrant entièrement le reste du corps. Mais, sur les seules parties qui peuvent faire saillie hors de la coquille, c'est-à-dire sur les bords du manteau et les siphons, il existe souvent des cellules pigmentées, dont la présence coïncide avec une grande sensibilité photodermatique (exemples : *Tellina*, *Mactra*, *Cardium*, *Venus*, *Solen*, *Pholas*). Par spécialisation, des taches pigmentées de cette nature




ont constitué des yeux sur le bord du manteau, sous deux formes principales : ceux des *Arcidæ* et ceux des *Pectinidæ*.

Chez la plupart des *Arcidæ* (*Arca*, sauf *A. diluvii; Pectunculus*), ces organes sont des appareils peu différenciés, réunis en groupe, des yeux à facettes ou composés, dont chaque élément est une cellule pigmentée (ommatidie) à cornée cuticulaire.

Chez les *Pectinidæ*, ces organes sont d'une structure plus compliquée et isolés, toujours en plus grand nombre sur le lobe gauche (ou supérieur) du manteau. Chacun d'eux est porté sur un court tentacule de la duplicature interne du manteau (fig. 110) et est constitué essentiellement d'un globe oculaire sous-épithélial. La moitié la plus superficielle de sa paroi constitue la rétine, à bâtonnets cuticulaires, de sorte que les éléments rétiniens ont leur extrémité libre dirigée vers l'intérieur du corps (fig. 92) ; la moitié profonde de la paroi est pigmentée, ainsi que le pourtour du tentacule oculifère; dans l'intérieur de la cavité oculaire se trouve une couche réfringente donnant aux yeux des Pectinidæ leur brillant éclat. Le nerf optique se subdivise et l'une de ses branches contourne la sphère de l'œil pour arriver à la rétine. Entre l'œil et l'épithélium externe cornéen (fig. 92), se trouve une cristallin de nature cellulaire (conjonctive), extra-oculaire et sous-épithélial par conséquent.

Fig. 92. — Coupe axiale de l'œil de *Pecten pusio*, × 100; d'après Rawitz. I, pédoncule oculaire, côté intérieur; II, nerf optique (rameau intérieur); III, couche pigmentée; IV, bâtonnets; V, épithélium pigmenté; VI, couche de cellules ganglionnaires; VII, septum ; VIII, cristallin; IX, cornée externe; X, couche de cellules rétiniennes à bâtonnets; XI, tapetum; XII, rameau externe du nerf optique; XIII, nerf optique.

3. Système digestif. — La bouche est située à la partie antérieure du corps, dorsalement à l'origine du pied (fig. 110, 112). Chez

Solenomya, elle est plus en arrière que le muscle adducteur antérieur; mais, dans tous les autres « Dimyaires », elle se trouve au côté ventral de ce muscle. Elle a la forme d'une ouverture transversale symétrique (sauf chez *Anomia*), resserrée entre deux lèvres antéro-dorsale et postéro-ventrale, à bords simples, sauf dans les *Pectinidæ*, où elles sont découpées et ramifiées. Ces deux lèvres sont ordinairement continuées de chaque côté par deux lobes ou palpes labiaux (dont l'externe est le prolongement de la lèvre antérieure), auxquels elles passent insensiblement (exemple : chez *Arca*, fig. 109), ou (cas plus général) qui sont brusquement plus élargis. Ces palpes sont de forme variée, mais le plus souvent triangulaire; leurs faces en regard sont plissées transversalement et ciliées, de façon à conduire vers l'orifice buccal les particules qui passent à leur portée. Ces organes sont peu développés ou nuls dans divers *Lucinidæ* (*Axinus*, fig. 111, *Corbis*), dans *Limopsis* et certains *Cuspidaria*. Ils sont de très grande taille dans les *Tellinidæ*, où ils sont plus grands que les branchies, et chez *Poromya* (palpe postérieur, fig. 116). Dans les *Nuculidæ*, ils portent en arrière, à leur point de séparation, un prolongement tentaculaire commun, sillonné suivant sa longueur, exsertile, aidant aussi à rechercher la nourriture. Chez *Solenomya*, les deux palpes sont soudés ensemble et portent sur leur arête ventrale commune un sillon continuant l'espace interlabial.

Un premier renflement du tube digestif ou cavité buccale existe encore chez les Protobranches, avec deux petites poches glandulaires latérales et symétriques qui s'y ouvrent. Ailleurs, la bouche conduit directement dans l'estomac par un œsophage assez court (fig. 93, VII; 110), parfois presque nul, rarement musculaire (*Poromya*, carnivore).

L'estomac est une vaste poche ovoïde ou pyriforme, généralement aplatie bilatéralement et s'enfonçant plus ou moins dans la masse viscéro-pédieuse (fig. 110). Les parois en sont minces, sauf chez les Septibranches (carnivores), où elles sont musculaires. L'épithélium stomacal possède un épais revêtement cuticulaire caduc (fig. 93, V) (flèche tricuspide), protégeant les cellules sécrétantes de l'estomac. La cavité stomacale présente très généralement un cæcum pylorique et parfois un second cæcum ventral, antérieur (*Mytilus*) ou postérieur (*Pholadidæ* et *Teredinidæ*, fig. 115). Le premier a un épithélium élevé, à revêtement ciliaire très dense; il est plus ou moins long et s'étend parfois jusque dans le manteau (lobe gauche, *Mytilus latus*; lobe droit, *Anomia*).

Il renferme une production cuticulaire de forme cylindrique (stylet cristallin, fig. 93, IV), continue avec la flèche tricuspide ou revêtement

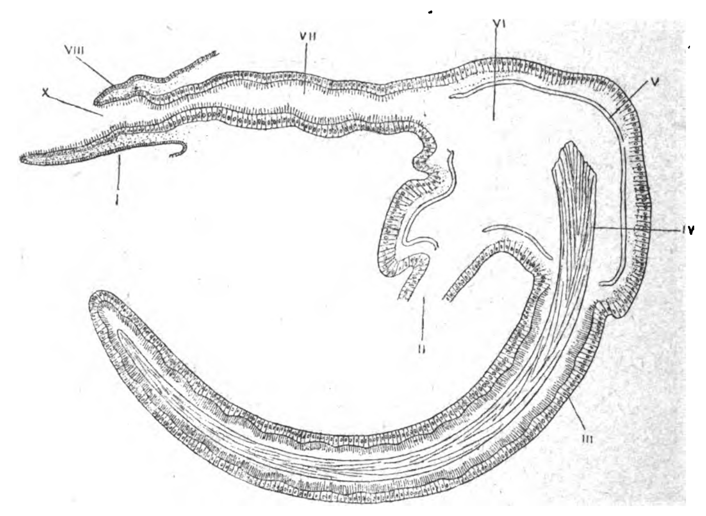


Fig. 93. — Coupe sagittale médiane de la partie antérieure du tube digestif de *Donax*, grossi; d'après Barrois. I, lèvre inférieure; II, intestin; III, cæcum pylorique; IV, stylet; V, flèche tricuspide; VI, cavité stomacale; VII, œsophage; VIII, lèvre supérieure; IX, ouverture buccale.

cuticulaire stomacal. Dans un certain nombre de formes, ce cæcum est fusionné avec la partie initiale de l'intestin, avec lequel il communique par une fente étroite : *Mytilus edulis*, *Ostrea*, *Pecten*, *Lucinidæ* (*Montacuta*), *Tellinidæ* et *Psammobiidæ*, *Cardium*, Najades, *Mya*, *Solenocurtus*, Septibranches.

L'extrémité du stylet cristallin, faisant saillie dans l'estomac, y entre en diffluence par l'action des sucs digestifs et forme un ciment qui englobe les particules dures ingérées, de façon à protéger contre elles les parois de l'intestin.

Le *foie* constitue une volumineuse et assez symétrique glande acineuse, à cæcums encore très séparés dans les Protobranches. Il s'étend autour de l'estomac et dans le pied (fig. 101, 112) et est généralement recouvert en arrière et dorsalement par les glandes génitales. Il débouche ordinairement dans la partie antérieure de l'estomac par deux conduits. Cette glande (avec la glande génitale superficielle) fait saillie en arborescences dans la cavité palléale, chez certains *Lucinidæ* (*Axinus*, fig. 111, *Montacuta*).

L'intestin cilié naît presque toujours du côté ventral de l'estomac;

il décrit dans la masse viscérale et pédieuse un certain nombre de circonvolutions (de 1 à 12), parfois toutes d'un seul côté (*Nuculidæ*, à droite), sauf dans *Anomia*, quelques *Arca* et tous les Septibranches, où il est très court. Le rectum, à gouttière longitudinale, traverse le ventricule du cœur (fig. 110, 112, 113), sauf chez *Nucula* (fig. 94), *Arca* et *Anomia*, où il passe au côté ventral de cet organe, et *Avicula*, la plupart des *Ostrea* et *Teredo* (fig. 115), où il est dorsal au cœur. Il passe toujours au dos du muscle adducteur postérieur et se termine en arrière de celui-ci, sur la ligne médiane (sauf dans les *Pectinidæ*, où l'anus est à gauche de cette ligne). Parfois, le rectum est récurrent et entoure presque complètement le muscle adducteur (certains *Pecten*, fig. 110, *Lima*). Dans quelques cas, son extrémité libre porte un appendice postérieur érectile (divers *Aviculidæ* et surtout *Pinna*).

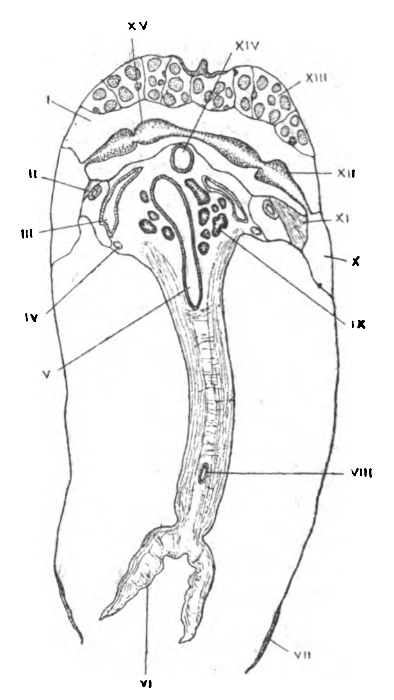


Fig. 94. — Coupe transversale de *Nucula*, passant par le cœur, × 12. I, péricarde; II, conduit génital; III, rein; IV, commissure viscérale; V, intestin; VI, pied; VII, bord du manteau; VIII, cavité byssogène; IX, foie; X, sinus afférent; XI, muscle rétracteur des palpes; XII, oreillette; XIII, ovaire; XIV, rectum; XV, ventricule.

4. Système circulatoire. — Comme chez tous les autres mollusques, le système circulatoire est parfaitement clos, constitué par de véritables vaisseaux plus ou moins dilatés, et des sinus à parois conjonctives propres. Il est entièrement séparé du milieu ambiant ainsi que du péricarde, comme on peut le voir chez les formes dont le sang est rouge; le fluide péricardique y est incolore et, comme dans les autres Lamellibranches, dépourvu de corpuscules sanguins.

Le sang forme souvent près de la moitié du poids du corps; il renferme des corpuscules nucléés à prolongements (amibocytes) et, dans certains cas, de corpuscules discoïdes, non amiboïdes, chargés d'hémoglobine : divers *Arca* (exemple : *A. tetragona*) et *Solen*

(exemple : *S. legumen*). Rouge dans ces dernières formes, il est souvent bleuâtre (dans certains *Veneridæ*, *Cardiidæ*, *Dreissensiidæ*, etc.), à cause de la présence d'hémocyanine.

Outre sa fonction habituelle, le sang joue un rôle important dans la turgescence des expansions tégumentaires : manteau et siphons d'une part, pied d'autre part.

L'organe central de la circulation est situé au côté dorsal, vers la charnière de la coquille, dans l'intérieur du péricarde, sauf chez les *Anomiidæ* adultes, où il fait librement saillie dans la cavité palléale, en arrière du muscle adducteur. Ce cœur est toujours formé d'un ventricule médian et de deux oreillettes latérales, symétriques (sauf dans quelques rares exceptions : *Anomia*).

A. — Le *ventricule* (qui bat une vingtaine de fois par minute dans l'huître adulte, et plus de cent fois dans de très jeunes) est entièrement libre dans le péricarde. Cependant, il lui est soudé dorsalement sur toute sa longueur chez *Pliodon*, et sur une partie, dans *Pandora*. Ses parois sont toujours très musculaires, à faisceaux ou fibres libres et entre-croisés. Ce ventricule peut être différemment situé par rapport au tube digestif : *a*) dorsal au rectum dans les *Nucula*, *Anomiidæ* et *Arca; b*) traversé par lui dans la majorité des Lamellibranches; *c*) situé ventralement à lui, chez *Teredo* et *Ostrea* (sauf *O. cochlear*), avec passage à cette dernière disposition dans *Pinna*, *Perna* et *Avicula*, formant encore chez le premier un mince anneau au dos de l'intestin et n'y étant plus que simplement accolé ventralement, sur toute sa longueur, dans les deux derniers. Chez *Nucula* (fig. 94) et *Arca*, il a l'apparence d'être formé de deux moitiés symétriques : il y est étiré transversalement avec rétrécissement sur la ligne médiane. Le ventricule est toujours séparé des oreillettes par des valvules musculaires qui empêchent le retour du sang dans celles-ci (fig. 97, XI).

B. — Les *oreillettes* sont assez épaisses et musculeuses dans les *Nuculidæ* (fig. 94), *Solenomyidæ* et *Anomiidæ*, où elles sont en rapport avec le conduit branchial efférent par l'extrémité antérieure de celui-ci seulement (ainsi d'ailleurs que chez *Pectunculus* et *Pecten*) : leur forme y est allongée, avec diamètre maximum vers le ventricule. Ailleurs, les parois en sont peu musculaires et minces. Elles sont alors en rapport avec les branchies, sur une grande longueur du conduit efférent; leur forme est triangulaire et le diamètre longitudinal maximum vers la branchie. Les parois extérieures en sont fréquem-

ment recouvertes d'épithélium glandulaire de couleur brunâtre (glandes péricardiques, voir plus loin). Les deux oreillettes communiquent parfois entre elles, dans l'intérieur du péricarde : en arrière du ventricule et ventralement à ce viscère et aux aortes, dans tous les Pseudolamellibranches (*Aviculidæ*, *Ostreidæ* : fig. 95, *Pectinidæ*), chez *Pectunculus* et les *Mytilidæ*; en avant, et dorsalement à l'aorte, chez *Isocardia*.

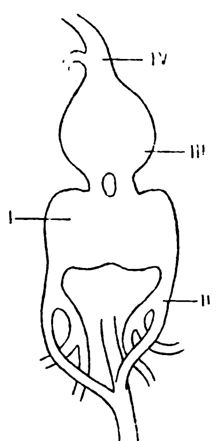


Fig. 95. — Cœur de *Ostrea*, grossi; d'après Poli. I, oreillettes fusionnées; II, vaisseau afférent; III, ventricule; IV, aorte.

C. Aortes. — Dans les formes à complexe circumanal (adducteur postérieur, bords du manteau et surtout *siphons*) peu développé, il ne sort du ventricule qu'un seul tronc aortique (comme dans les Amphineures et Gastropodes) : *Nuculidæ*, *Solenomyidæ*, *Anomiidæ*, *Mytilidæ*; ou bien l'aorte postérieure est encore très petite (*Pectunculus*). Dans les autres formes (surtout chez les Siphonés), il existe deux aortes, antérieure et postérieure, d'importance plus ou moins égale. L'aorte antérieure est dorsale à l'intestin, la postérieure ventrale (fig. 112); la branche pédieuse de l'aorte antérieure passe entre les paires de ganglions cérébraux et pédieux (fig. 112). Chez les *Ostrea* (fig. 95), *Vulsella*, *Tridacna*, *Teredo*, par suite du raccourcissement du corps, les deux aortes sont fusionnées.

Les expansions tégumentaires qui constituent le pied et le manteau — avec les siphons qui en dérivent, — étant très contractiles, produisent souvent par leur rétraction, un reflux de sang artériel vers le cœur : chez les Lamellibranches à pied ou siphons développés, des valvules placées à l'origine des aortes empêchent le retour du sang dans le ventricule ; il se trouve souvent aussi un sphincter à la naissance de l'aorte postérieure, et parfois une valvule dans l'artère siphonale.

En outre, des bulbes aortiques très développés existent souvent, séparés du ventricule par une des valvules ci-dessus, principalement sur l'aorte postérieure, où un bulbe très développé (intra-péricardique) se voit surtout dans beaucoup de Siphonés : *Veneridæ*, *Petricolidæ*, *Tridacnidæ*, *Mactridæ*, etc. Sur l'aorte antérieure, un bulbe ou renflement aortique se rencontre chez *Pecten*, les *Mytilidæ* (intra-péri-

cardique), *Anodonta* (extra-péricardique, fig. 112). Le sang artériel refluant vers le cœur, lors de la contraction du pied ou du manteau et des siphons, vient alors remplir ces divers bulbes.

Le fluide sanguin conduit, par les dernières ramifications des troncs artériels, dans les diverses parties de l'organisme, arrive dans des sinus veineux dont les principaux sont : les palléaux, le pédieux et le grand sinus (impair) ventral médian (entre le péricarde et le pied), séparé du pédieux par la « valvule de Keber », qui se ferme pendant la turgescence du pied. C'est de ce grand sinus médian que le sang veineux va aux conduits afférents des branchies, après avoir, pour la plus grande partie, irrigué les reins; mais une certaine quantité de sang arrive cependant aux oreillettes sans avoir passé par les branchies; ce sang vient du manteau : exemple, *Pecten*, etc.

La *branchie* (cténidie) est, de chaque côté, une saillie palléale occupant, entre le manteau et la partie postérieure de la masse viscérale, un espace plus ou moins long (parfois jusqu'aux palpes labiaux). Elle est formée d'un axe vasculaire sur chaque face duquel est insérée une rangée de filaments creux, aplatis, expansions de l'axe; ils sont orientés en sens opposé dans les Protobranches, où ils sont très larges, simples et libres (fig. 3). Dans tous les autres Lamellibranches, ces filaments sont plus longs et moins larges; les deux rangées en sont normalement dirigées parallèlement vers le côté ventral et leurs filaments repliés sur eux-mêmes ectaxialement vers le dos, de sorte que chaque rangée forme une lame double de deux feuillets (fig. 96, D, E), laissant dans son intérieur un espace ou cavité interfoliaire (servant dans diverses formes à l'incubation des œufs).

Les filaments successifs sont unis entre eux par des jonctions ciliaires (fig. 98) (Filibranches, où elles sont parfois spécialisées en « disques » dont les cils s'intriquent étroitement). Les deux branches, directe et réfléchie (et par suite les deux feuillets d'une même lame), sont réunies par des ponts (jonctions interfoliaires), conjonctifs dans les *Pectinidæ*, vasculaires chez les autres Pseudolamellibranches. Enfin, les différentes parties de l'appareil sont encore bien plus réunies dans les Eulamellibranches, où il y a toujours des jonctions interfilamentaires et interfoliaires, vasculaires toutes deux. Le sang du conduit afférent arrive alors dans la branchie par des vaisseaux qui cheminent entre les feuillets, avec les filaments des-

quels ils communiquent de part et d'autre, constituant ainsi les jonctions interfoliaires.

Chaque lame peut être affectée par un plissement transversal régulier, englobant un certain nombre de filaments : dans tous les Pseudolamellibranches et les plus spécialisés des Eulamellibranches ; le plissement est encore peu accentué dans les *Veneridæ*, et le devient beaucoup plus dans les Cardiacés (*Tridacna*, fig. 113), Myacés, etc.

La lame branchiale externe, au lieu d'être dirigée ventralement, parallèlement à l'interne (fig. 96, E), entre celle-ci et le manteau, peut être dirigée dorsalement, soit que la branchie n'ait pas de feuillet réfléchi (*Solenomya*, fig. 96, A'), soit qu'en possédant un, elle soit lisse (*Tellina*) ou plissée (Anatinacés). Cette lame externe peut voir ses dimensions se réduire et son feuillet réfléchi disparaître chez tous les Anatinacés (fig. 101). Enfin, cette lame externe peut être elle-même tout à fait nulle : c'est le cas seulement chez certains Lucinidæ (*Lucina*, *Corbis*, *Montacuta*, *Cryptodon*, fig. 96, H).

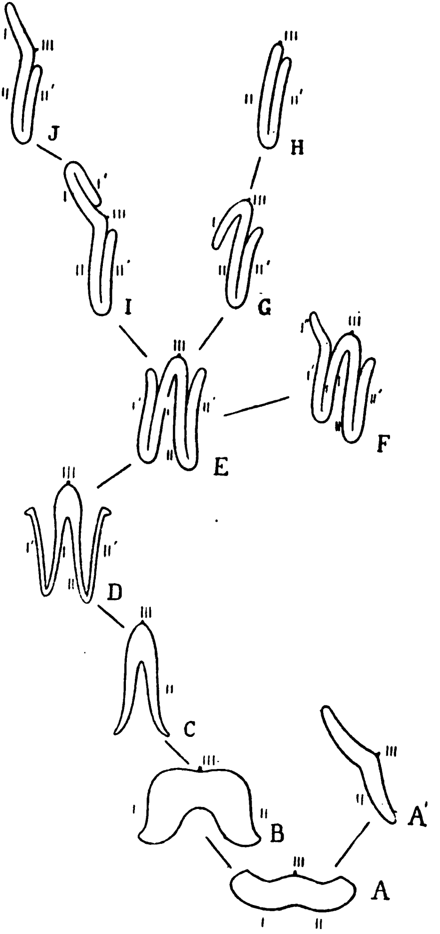


Fig. 96. — Coupes transversales de la branchie droite de divers Lamellibranches. *A*, *Leda; A'*, *Solenomya; B*, *Nucula; C*, type hypothétique ; *D*, Filibranche ; *E*, Eulamellibranche typique ; *F*, *Cardium; G*, *Lasæa; H*, *Lucina; I*, *Tellina; J*, Anatinacé. — I, feuillet direct externe ; I', feuillet réfléchi externe ; II, feuillet direct interne ; II', feuillet réfléchi interne ; III, axe branchial.

Les axes branchiaux sont libres postérieurement (à leur extrémité distale, comme chez les Gastropodes aspidobranches) et les branchies sans concrescence entre elles ni avec le manteau, par l'extrémité des filaments réfléchis (dans

les Protobranches, *Arcidæ*, fig. 109, *Trigoniidæ*, *Mytilidæ*, *Pectinidæ*, fig. 110); elles sont soudées entre elles, par l'extrémité dorsale des lames internes, dans les Anomiidæ; et partout ailleurs, elles sont en outre soudées au manteau, sur toute leur longueur, par l'extrémité libre du feuillet réfléchi externe; elles forment ainsi une cloison s'étendant jusqu'à la séparation des deux orifices palléaux postérieurs (anal et branchial) et divisant la cavité palléale en deux chambres : supra-branchiale ou cloacale, et infrabranchiale. L'eau respiratoire entre généralement dans la cavité palléale par le côté postéro-ventral (par l'orifice ou le siphon branchial s'il est différencié); elle passe alors, comme dans un filtre, entre les filaments branchiaux constituant la cloison ci-dessus, et sort par l'orifice anal.

Dans tout un groupe, les Septibranches, cette cloison branchiale perd sa structure normale par suite du développement prédominant de ses éléments contractiles et se transforme en un septum musculaire présentant des orifices qui s'ouvrent ventro dorsalement (fig. 97); la

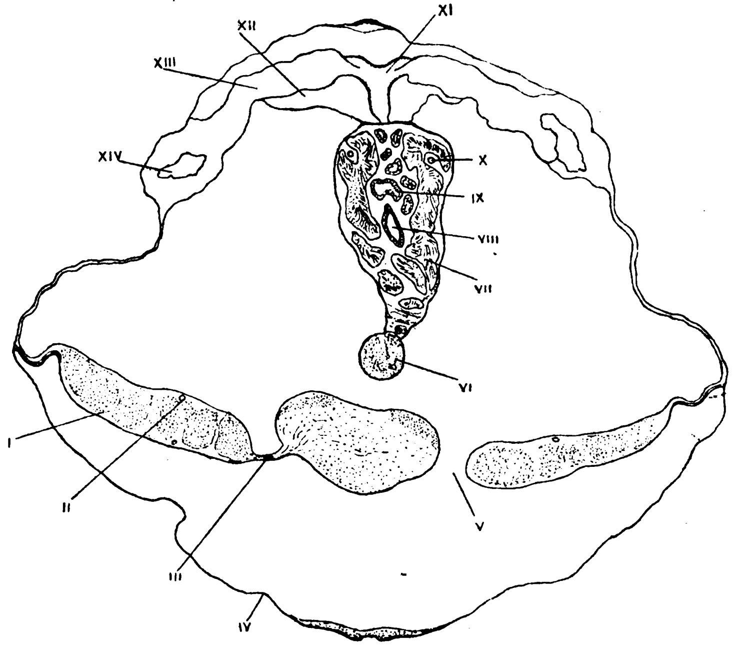


Fig. 97. — Coupe transversale de *Cuspidaria*, passant par le cœur; × 12; I, septum branchial; II, nerf branchial; III, sphincter d'un orifice; IV, manteau; V, orifice; VI, muscle rétracteur postérieur du pied; VII, testicule; VIII, intestin; IX, glande génitale accessoire; X, commissure viscérale; XI, ventricule; XII, péricarde; XIII, oreillette; XIV, rein.

respiration s'effectue alors par la surface interne du manteau, sur laquelle les contractions du septum musculaire font passer un puissant courant d'eau.

La paroi extérieure de chaque filament branchial est formée par une couche épithéliale continuant l'épithélium de la surface générale du corps; en certains points, cet épithélium est modifié et porte un revêtement ciliaire puissant : notamment sur les deux arêtes ventrales des filaments, où les cellules dites « de coin » entretiennent le vif courant d'eau à la surface des branchies, par les mouvements de leurs cils (fig. 98, II). Sur les deux faces du filament, se trouvent aussi des cellules « latérales » ciliées (fig. 98), assurant la jonction ciliaire des filaments entre eux. Chaque filament présente un appareil intérieur de soutien, formé par un épaississement longitudinal pair de son tissu conjonctif sous-épithélial. Cet épaississement est surtout développé vers le côté interne des feuillets, chez les *Anomiidæ* (fig. 98, I), *Arcidæ* et *Trigoniidæ*, et surtout vers le côté externe (donc ventral des filaments), dans les autres Lamellibranches.

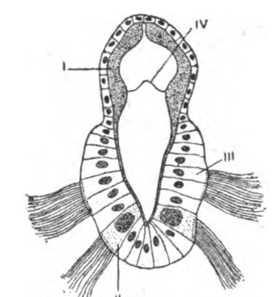


Fig. 98. — Coupe transversale d'un filament branchial de *Anomia*, × 400. I, épaississement conjonctif de soutien; II, cellules épithéliales « de coin »; III, cellules latérales ciliées (jonctions ciliaires); IV, septum de la cavité filamentaire.

La cavité filamentaire est divisée dans sa longueur par un septum conjonctif chez les *Anomiidæ* (fig. 98, IV), *Arcidæ* et *Pecten*. Le conduit branchial afférent occupe le côté dorsal de l'axe dans les Protobranches, et le sang, dans chaque filament, suit d'abord le côté dorsal puis le côté ventral, pour gagner ainsi le conduit branchial efférent qui le mène à l'oreillette, de sorte qu'il y a dans chaque filament deux courants en sens opposé; il en est de même dans les filaments étroits et encore libres des *Anomiidæ* et *Arcidæ*, de part et d'autre de la cloison qui divise la cavité filamentaire. Quand les cavités des filaments sont unies entre elles, au bord libre des feuillets réfléchis, il n'y a plus, pour chaque filament, qu'un courant dans un seul sens, allant du conduit afférent (de position variable) au conduit efférent commun des deux lames.

Dans de rares cas (*Mytilidæ*), il se développe, outre la branchie cténidiale normale, et au côté extérieur de celle-ci, de petites saillies palléales secondaires, sous forme d'organes plissés (« godronnés »), constituant des organes respiratoires accessoires.

5. **Système excréteur**. — Le péricarde est une poche dorsale médiane, située vers la partie postérieure de la masse viscérale et renfermant le cœur (fig. 94, 97, 99, 100, 110, 112), sauf chez les *Anomiidæ*. Il communique par deux orifices ventraux symétriques avec les deux reins. Ceux-ci sont constitués par deux sacs à paroi secrétante, irrigués par le sang veineux qui se rend aux branchies, et s'ouvrant chacun dans la cavité palléale par un orifice placé en dehors de la commissure viscérale (fig. 112, VIII). Ces organes se trouvent symétriquement à la partie postérieure du corps et s'étendent généralement jusqu'au muscle adducteur postérieur, sauf chez les Protobranches. Dans ces derniers (surtout *Solenomyidæ*), ils présentent la conformation la plus simple : chaque rein est un sac plus ou moins cylindrique, à large lumière, replié sur lui-même, de façon à avoir ses deux orifices (péricardique et extérieur) en avant. La paroi de ce sac est sécrétante et unie (sans plissement) sur toute son étendue, et les deux organes sont sans communication l'un avec l'autre.

Par une spécialisation plus grande, la disposition générale (reploiement et formations de deux branches antéro-postérieure et postéro-antérieure : fig. 100, VI) est conservée, mais les parois ont leur surface de plus en plus augmentée par des plissements multiples qui donnent au rein son aspect spongieux; la partie terminale (branche postéro-antérieure) se modifie parfois en conduit, perdant son rôle sécréteur, et entoure plus ou moins l'autre branche (Najades, fig. 112); enfin, les deux reins communiquent plus ou moins largement entre eux, surtout dans les formes les plus spécialisées : Myacés, Anatinacés, *Pholadidæ*, etc. L'organe se ramifie excessivement et s'étend sur toute la surface de la masse viscérale, jusqu'en avant, chez *Ostrea* (fig. 99), où il entoure aussi l'adducteur postérieur (comme dans *Pholas*). Les reins s'étendent également fort en avant dans *Mytilus*, la plupart des Anatinacés (pénétrant alors dans le manteau, de ce côté, chez les *Lyonsiella*). Dans les Septibranches, les reins sont entièrement baignés dans le sinus palléal (fig. 97).

La sécrétion des reins est expulsée sous forme liquide dans les Lamellibranches les plus archaïques; ailleurs, sous celle de concrétions solides à couches concentriques; à l'état normal, elle ne renferme que de l'urée.

Glandes péricardiques. — La paroi épithéliale du péricarde est aussi différenciée, dans certains endroits, en organe excréteur :

glandes péricardiques; celles-ci sont localisées sur les oreillettes, auxquelles elles communiquent une teinte brune (*Arcidæ*, *Mytilidæ*, *Pectinidæ*, *Ostreidæ*) ou auprès des oreillettes (*Aviculidæ*); elles sont moins développées dans les formes plus spécialisées, où elles existent

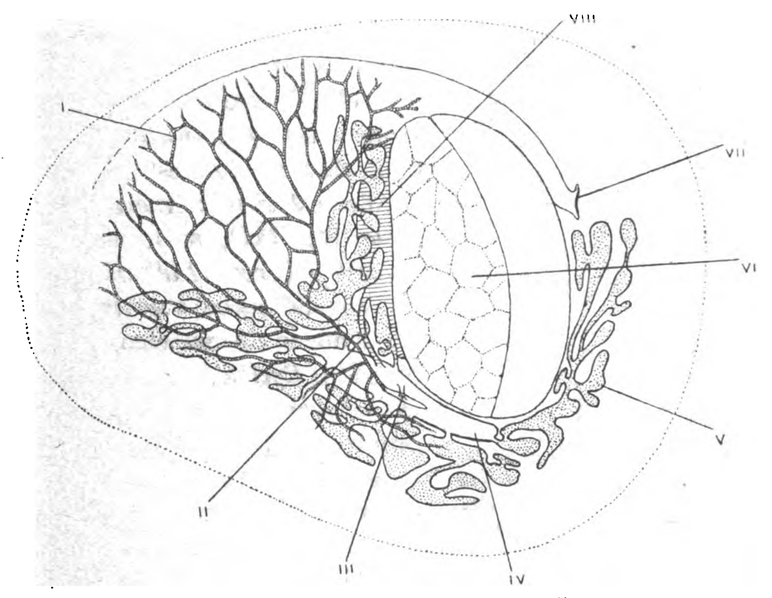


Fig. 99. — Systèmes reproducteur et excréteur de *Ostrea;* d'après Hoeck. I, glande génitale; II, orifice réno-péricardique; III, fente génito-rénale; IV, chambre rénale; V, lobes du rein; VI, adducteur (partie lisse); VII, anus; VIII, péricarde.

surtout dans *Pholas*, *Saxicava*. On les rencontre encore sur la paroi antérieure du péricarde et dans des enfoncements de celui-ci à l'intérieur du manteau (Najades, certains *Lucinidæ*, *Veneridæ*, *Cardiidæ*, *Tellinidæ*, *Solen*, *Pholas*, *Aspergillum*).

6. **Système reproducteur.** — Les sexes sont séparés, sauf chez les Anatinacés et quelques formes isolées : certaines espèces de *Pecten*, *Ostrea*, *Cardium* et les genres *Cyclas*, *Pisidium*, *Poromya*, *Entovalva*. Le dimorphisme sexuel n'est sensible que dans quelques *Unio* (*tumidus*, *batavus*), où la femelle est un peu plus large, transversalement, que le mâle. Il n'y a jamais d'organe d'accouplement ni de glande génitale accessoire, sauf dans *Cuspidaria* mâle (fig. 97, IX).

Les glandes génitales, paires et symétriques, occupent la partie superficielle, généralement la plus postérieure et dorsale de la masse

viscérale, et s'enfoncent souvent dans le pied. Elles s'étendent exceptionnellement à l'intérieur du manteau (dans les deux lobes : *Mytilidæ :* dans le lobe droit seulement : *Anomiidæ*). Dans quelques *Lucinidæ*, elles font (avec le foie) saillie dans la cavité palléale, sous forme d'arborescences (fig. 111). Chaque glande est un organe acineux (à cæcums ramifiés dans *Ostrea*, fig. 99) qui, dans la disposition la plus primitive, débouche à l'intérieur du rein correspondant : chez tous les Protobranches, elle s'ouvre encore à l'extrémité tout à fait initiale du rein, presque dans le péricarde (fig. 100); chez d'autres formes, plus près de l'orifice extérieur : *Anomiidæ*, *Pectinidæ* (fig. 110), puis, tout près de cet orifice (*Arca*). Ailleurs, la glande génitale débouche avec le rein dans une fente ou cloaque commun, *Ostrea* (fig. 99), *Cyclas*, certains *Lucinidæ*. Quand il existe une ouverture génitale propre, elle peut être sur une papille commune avec l'orifice rénal (*Mytilus*), ou bien (comme c'est le cas général) dans le voisinage plus ou moins immédiat de ce dernier orifice (fig. 112), au côté extérieur de la commissure viscérale.

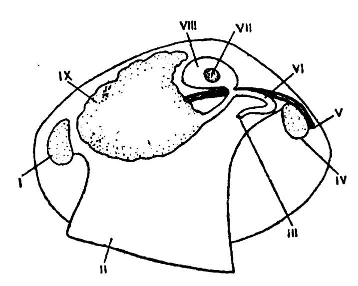


Fig. 100. — Schéma de *Nucula* montrant les rapports des glandes génitales avec le péricarde et les reins. I, adducteur antérieur; II, pied; III, orifice extérieur du rein; IV, adducteur postérieur; V, anus; VI, rein; VII, ventricule; VIII, péricarde; IX, glande génitale.

L'hermaphroditisme normal se réalise de plusieurs façons différentes :

A. — Chaque glande est hermaphrodite dans toute son étendue, c'est-à-dire uniformément constituée d'acini pouvant produire des œufs et des spermatozoïdes simultanément ou alternativement (*Ostrea edulis* et *O. plicata* = *stentina* [*O. virginiana* et *O. angulata* = *lamellosa* sont dioïques]).

B. — Les glandes sont différenciées en deux régions mâle (antérieure) et femelle, mais non séparées cependant et à conduit excréteur commun : *Pecten maximus*, *P. jacobæus*, *P. opercularis*, *P. glaber*, *P. irradians* (*P. varius* est dioïque); *Cyclas* (*cornea*, *lacustris*, *rivicola*), *Pisidium* (*pusillum*).

C. — Il existe de chaque côté un testicule et un ovaire, entièrement séparés et possédant chacun son conduit propre : Anatinacés et *Poromya*. L'ovaire est situé dorsalement et plus en arrière; le

testicule en avant et plus ventralement (fig. 101, III). Les orifices génitaux mâle et femelle d'un même côté sont voisins, sur une papille commune dans les Anatinacés, où l'ouverture mâle est en dedans de la commissure viscérale, l'ouverture femelle en dehors. Chez *Poromya*,

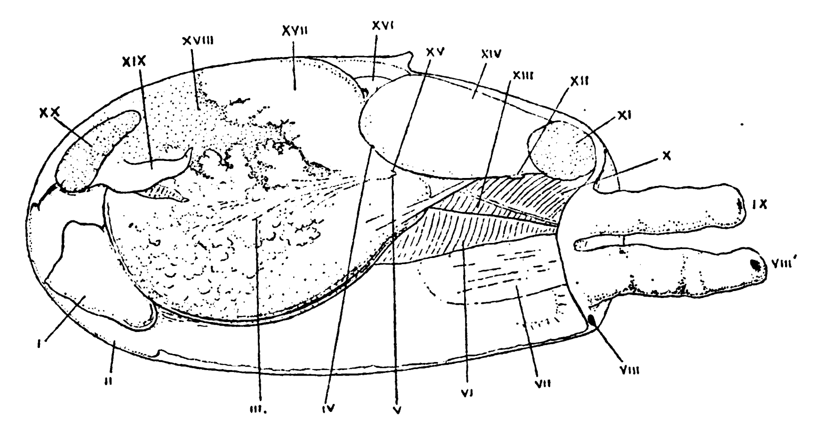


Fig. 101. — *Thracia* vu du côté gauche (manteau et branchie de ce côté enlevés), × 3. I, pied; II, orifice pédieux; III, testicule; IV, orifice rénal; V, ouverture mâle; VI, feuillet réfléchi de la lame branchiale interne; VII, rétracteur des siphons; VIII, quatrième orifice palléal; VIII', siphon branchial; IX, siphon anal; X, feuillet unique de la lame branchiale externe; XI, adducteur postérieur; XII, ganglion viscéral; XIII, feuillet direct de la lame branchiale interne; XIV, rein; XV, ouverture femelle; XVI, cœur; XVII, ovaire; XVIII, foie; XIX, palpes; XX, adducteur antérieur.

les deux conduits, mâle et femelle, se confondent dans un orifice commun, extérieur à la commissure viscérale.

On a observé des Najades accidentellement hermaphrodites, et un *Pecten glaber* d'un seul sexe. La couleur blanche éclatante permet toujours de reconnaître le testicule d'un hermaphrodite ou d'un mâle. Dans les hermaphrodites, les produits mâles paraissent mûrs les premiers.

7. **Développement.** — Il n'y a pas de Lamellibranches vivipares; mais un certain nombre d'entre eux le paraissent parce qu'ils sont incubateurs : leurs œufs éclosent hors des organes génitaux, dans les espaces branchiaux interfoliaires (ordinairement les internes : exemple les *Cycladidæ*, où il se forme des poches spéciales et où les œufs les plus âgés sont les plus antérieurs; les externes, dans les *Unionidæ* de l'ancien continent et de l'Amérique du Nord); chez d'autres, la

première partie du développement se passe dans la cavité palléale, en dehors des branchies : *Ostrea edulis*, *Entovalva*.

Les œufs sont pondus isolés les uns des autres, généralement au printemps ou en été. Leur fécondation a lieu hors de la mère (exemple : *Pecten*, les *Ostrea* dioïques, *Mytilus*, dans tous lesquels la fécondation artificielle est par suite possible), ou dans la cavité palléale (chambre cloacale : exemple, *Cardium*, etc,) et même dans l'oviducte (*Ostrea edulis*). L'œuf est entouré d'une membrane vitelline souvent épaisse (Najades, Anatinacés, etc.), interrompue seulement au micropyle ou point d'attache à la paroi ovarienne, par lequel peuvent pénétrer les spermatozoïdes. Cette enveloppe disparaît dans les premiers moments de la segmentation. Celle-ci est inégale; le pôle formatif est opposé au micropyle. Il y a généralement formation de gastrula par épibolie, rarement par invagination, mais parfois par un mode intermédiaire : épibolie d'abord, par multiplication des petites cellules ectodermiques autour d'une grosse cellule endodermique, chargée de granulations vitellines, assez longtemps unique, puis division de cette dernière et invagination des cellules endodermiques résultantes : *Ostrea*, *Cyclas*, Najades (dans ces deux derniers groupes, la cavité de segmentation est alors très grande : fig. 104). Le blastopore, resté ouvert dans *Ostrea*, par exemple, se ferme dans les *Cyclas*, Najades, *Teredo;* mais la bouche se reforme rapidement par une invagination ectodermique, au même point. L'endoderme donne naissance à l'estomac (et au foie) et à l'intestin; mais une invagination ectodermique anale, mettant ce dernier en communication avec le dehors, ne se produit que tard, après que la coquille est déjà bien formée. Le développement des organes, dans ses points essentiels, est conforme à ce qu'il est dans les autres classes (voir : Développement des mollusques en général); mais il y a cependant un certain nombre de points particuliers à noter :

La glande coquillière fait son apparition de très bonne heure, au point opposé au blastopore; elle est unique comme dans les autres Mollusques, et, pendant son extension, donne naissance à une pellicule cuticulaire en forme de selle, qui se calcifie par deux points symétriques, droit et gauche, formant ainsi les deux valves de la coquille, dont le développement ne se fait toutefois pas aussi vite que celui des lobes palléaux (sauf chez les *Unionidæ*); les deux valves restent unies par la partie dorsale médiane de la coquille primitivement unique; cette partie non calcifiée devient le ligament.

Une importante invagination ectodermique se produit presque partout, vers l'extrémité postérieure du pied : la cavité byssogène, même dans les formes sans byssus à l'état adulte : exemple, *Cyclas* (où le byssus larvaire attache l'embryon à la cavité incubatrice).

Le muscle adducteur antérieur se développe le premier (fig. 102). Deux yeux larvaires, avec cristallin, existeraient dans diverses formes, à la base du voile, de chaque côté de l'œsophage.

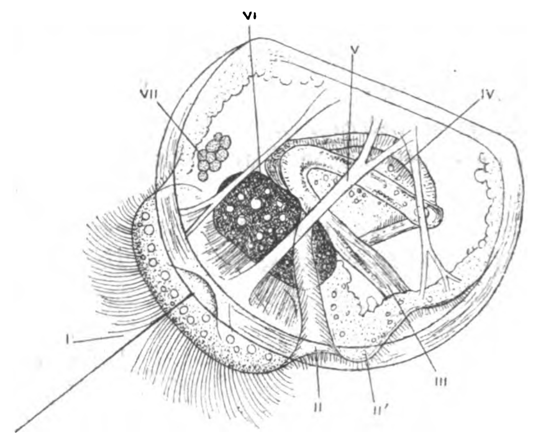


Fig. 102. — Embryon de *Mytilus edulis*, âgé de douze jours, vu du côté gauche. × 240; d'après WILSON. I, voile et flagellum; II, bouche; II', pied; III, rectum; IV, estomac; V, rétracteur du velum; VI, foie; VII, adducteur antérieur.

Les branchies naissent sous forme de filaments qui se développent un à un, à la partie postérieure (fig. 103, 107), entre le manteau et la masse viscérale, d'arrière en avant; ceux de la lame interne d'abord, puis ceux de l'externe; le reploiement de ces filaments et leur concrescence éventuelle se produit ultérieurement.

Deux reins larvaires symétriques ont été constatés dans plusieurs groupes; ils sont constitués d'une partie profonde, en forme de canal cilié et d'une partie plus superficielle, s'ouvrant extérieurement, au côté postéro-ventral de la région céphalique (*Cyclas*, *Teredo*) et intérieurement, dans la cavité générale mésodermique.

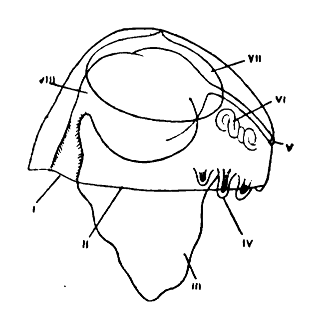


Fig. 103. — Embryon de *Pisidium*, vu du côté gauche, grossi; d'après LANKESTER. I, bouche; II, bord du manteau; III, pied; IV, filaments branchiaux; V, anus; VI, rein; VII, coquille; VIII, estomac.

Au point de vue de l'évolution de l'embryon, il faut distinguer deux modes bien différents de développement : 1° normal; 2° à métamorphoses et larves parasites.

1° Le développement direct peut être libre : dans beaucoup de

formes marines et chez *Dreissensia*, — ou avec incubation dans la lame branchiale interne : exemple, *Cyclas*, *Kellya*, *Teredo*, etc. Dans le développement libre, le velum est toujours assez saillant (fig. 102), mais jamais lobé, à flagellum central unique (nul chez *Pecten* et *Ostrea*). Dans le développement avec incubation, le velum est évidemment très réduit ou même nul (*Cycladidæ*, *Entovalva*).

2° Le développement à métamorphoses secondaires, acquises pendant l'ontogénie, est spécial aux *Unionidæ* (fig. 105-107). Ici, les œufs pondus au printemps ou en été, passent, au sortir de l'orifice génital, dans l'espace interfoliaire de la lame branchiale interne et de là dans celui de lame externe, par l'extrémité postérieure de la branchie, où ces deux espaces communiquent. L'incubation a lieu dans cette lame externe, où l'œuf subit les premières phases de son développement (voir plus haut ce qui est relatif à la segmentation et à l'invagination endodermique, fig. 104). La formation de la glande coquillière produit une coquille qui s'étend aussi rapidement que le manteau et qui possède un gros muscle adducteur antérieur (fig. 104); en arrière

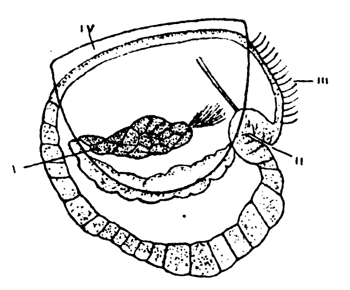


Fig. 104. — Embryon de *Anodonta*, vu du côté gauche, grossi: d'après Götte. I, adducteur (antérieur); II, blastopore; III, bouclier cilié postérieur; IV, coquille.

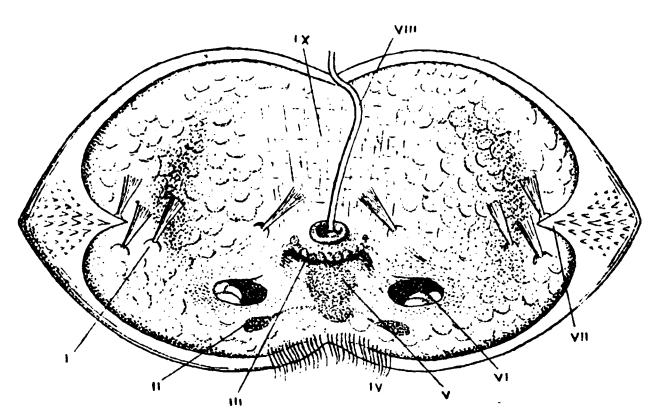


Fig. 105. — « Glochidium » de *Anodonta*, vu ventralement, grossi; d'après Schierholtz. I, bouquet de soies; II, ganglions viscéraux; III, invagination stomodæale; IV. bouclier cilié; V, entéron (cavité endodermique close); VI, enfoncements latéraux; VII, crochet du bord de la valve; VIII, filament de byssus; IX, adducteur.

du blastopore, qui se ferme, il se produit un disque cilié qui fait tourner l'embryon dans l'œuf. Ce premier développement dure environ deux mois. Les embryons hivernent alors dans la lame branchiale, sans modification sensible de leur conformation.

Leur éclosion a lieu au printemps suivant : ils sortent alors par l'orifice anal ou dorsal (fig. 112, XVII), sous forme de « glochidium » (fig. 105), caractérisés par leur coquille à crochets au milieu du bord latéral des valves, et par un byssus larvaire (non homologue à celui des autres Lamellibranches : fig. 105), paraissant sortir de la partie postérieure du muscle adducteur, mais faisant en réalité plusieurs fois le tour de celui-ci. Les larves nagent en faisant claquer leurs valves et se fixent sur un hôte (branchies, nageoires d'un poisson); elles s'enkystent alors, par suite du développement pathologique de l'épithélium de l'hôte (fig. 106). La vie parasitaire dure de deux à cinq semaines. C'est pendant ce temps que se développent la plupart des organes qui étaient inutiles durant la vie larvaire (pied, otocystes, branchies, etc.), en général suivant le mode normal (voir Généralités sur les Mollusques), en grande partie, par prolifération de cellules de deux cavités symétriques, situées en arrière du muscle adducteur du glochidium (fig. 105, VI). Certains organes se reforment même à nouveau : les bords du manteau, fig. 107; la coquille change de forme, sans que toutefois tombe celle du glochidium. Le bouclier cilié, le byssus, etc., disparaissent.

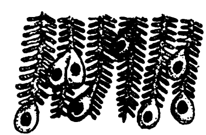


Fig. 106. — Embryons de *Unio*, au premier jour de leur enkystement sur les branchies d'une perche.

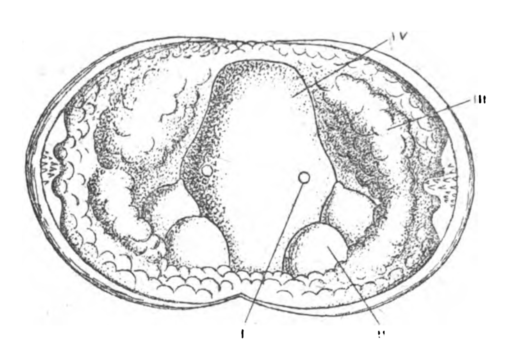


Fig. 107. — Embryon de *Unio*, après huit jours d'enkystement, vu ventralement, grossi; d'après SCHIERHOLTZ. I, otocyste; II, filaments branchiaux; III, nouveau manteau; IV, pied.

Pendant les premiers temps de la vie parasitaire, la cavité endodermique fermée (archentéron) et la bouche stomodæale se joignent : mais ce n'est qu'à la fin, seulement, que l'anus s'ouvre par invagination proctodæale. Quand le jeune unionide quitte son hôte, son

évolution n'est pas terminée; les branchies croissent lentement, la lame externe se développant seulement à la troisième année; la maturité sexuelle n'est atteinte que vers cinq ans, mais la croissance continue encore plus tard.

8. **Définition générale.** — Les Lamellibranches sont des mollusques à pied ventral, ordinairement fouisseur et sans face plantaire, caractérisés par la symétrie de leur forme extérieure et de leur organisation intérieure; par leur région céphalique atrophiée, pourvue seulement, de chaque côté, d'une paire de palpes; par le manteau recouvrant entièrement le corps et divisé en deux lobes, droit et gauche, secrétant chacun une valve coquillière, un ou deux muscles transversaux joignant les deux valves; par la présence en arrière, sous le manteau, de deux branchies cténidiales latérales et symétriques, à extrémités distales postérieures, et dont les filaments présentent au plus haut degré le phénomène de concrescence, soit entre eux, soit avec le manteau.

II. — Éthologie.

Tous les Lamellibranches sont des animaux aquatiques, en majorité marins; quelques familles seulement habitent les eaux douces. Ils se nourrissent d'organismes microscopiques, principalement de végétaux inférieurs (Diatomées, etc.). Les Septibranches, seuls, sont franchement carnivores. Généralement ce sont des mollusques fouisseurs vivant à demi-enfoncés dans la vase ou le sable (fig. 118). Beaucoup sont sédentaires : fixés par leur byssus, ou d'une façon plus définitive par leur coquille même (*Ostrea*, *Spondylus*), ou perforants : dans le bois (*Teredo*), la pierre (*Lithodomus*, *Pholas*, *Clavagella*), les coquilles d'autres mollusques, etc.; certains d'entre eux sont nidificateurs, à l'aide de leur byssus (exemple : *Lima*); quelques-uns sont commensaux : *Modiolaria marmorata*, dans le test d'ascidies; *Vulsella*, dans des éponges; *Montacuta* sur des Spatangues; une forme est parasite dans l'œsophage d'un synapte (*Entovalva*, fig. 117). Peu d'espèces sont très mobiles : sauteurs, à l'aide du pied : *Tellina*, etc.; rampeurs sur les corps sous-aquatiques ou à la surface : *Lasæa*, *Cyclas*, etc.; nageurs, surtout les *Pectinidæ* (*Pecten*, *Lima*, par la fermeture rapide de leurs valves) et quelques formes allongées à manteau assez fermé : *Solen*, *Solenomya*, chassant l'eau par l'ouverture postérieure. Certaines

formes atteignent une taille de 70 (*Pinna*) et même de 75 centimètres (*Tridacna*).

Les Lamellibranches sont répandus dans toutes les régions de la terre, au nombre de plus de 5,000 espèces actuelles; diverses formes marines s'étendent jusqu'à 5,300 mètres de profondeur. On connaît des Lamellibranches fossiles depuis le Silurien.

III. — Systématique.

La classe Lamellibranches comprend cinq sous-classes ou ordres : *Protobranchia*, *Filibranchia*, *Pseudolamellibranchia*, *Eulamellibranchia*, *Septibranchia*.

1er ordre : **Protobranchia.**

Dans ces Lamellibranches, le manteau présente une glande hypobranchiale en dehors de chaque branchie : le pied a une surface ventrale plantaire et un appareil byssogène fort peu développé ; le système nerveux présente un ganglion pleural distinct (fig. 91); les otocystes sont ouverts; le tube digestif a une cavité œsophagienne avec deux sacs glandulaires latéraux ; les oreillettes sont musculeuses et il n'y a qu'une aorte, antérieure; les branchies ont des filaments non réfléchis, disposés en deux rangs dirigés en sens contraire (fig. 3); les reins sont simples, tout entiers glandulaires, sans communication entre eux; les sexes sont séparés, les glandes génitales débouchent dans l'extrémité intérieure des reins (fig. 100, IX).

Famille Nuculidæ.

Palpes libres, très grands, pourvus d'un appendice postérieur; filaments branchiaux tous orientés transversalement (fig. 3); coquille à bord dorsal anguleux, pourvu d'une charnière pliodonte.

Nucula, Lamarck. Cœur dorsal au rectum (fig. 94, 100); *N. nucleus*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Leda*, Schumacher. Cœur traversé par le rectum; manteau pourvu de deux siphons : *L. commutata*, Philippi; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Solenomyidæ.

Palpes soudés entre eux, de chaque côté; branchies dont les deux

rangées de filaments sont dirigées l'une dorsalement, l'autre ventralement; manteau présentant une longue suture postéro-ventrale (fig. 108, I), et un seul orifice postérieur.

Solenomya, Lamarck; caractères de la famille : *S. togata*, Poli; Méditerranée.

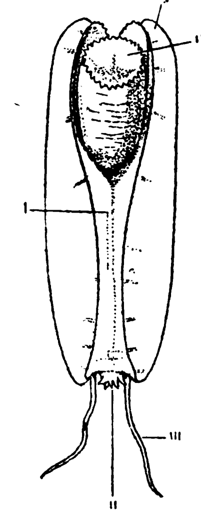
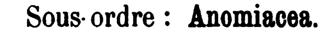


Fig. 108. — *Solenomya togata*, vu ventralement, d'après DESHAYES. I, suture palléale; II, petits tentacules de l'orifice postérieur; III, long tentacule; IV, extrémité épanouie (face plantaire) du pied; V, coquille.

2e ordre : **Filibranchia.**

Dans ces Lamellibranches, le pied est très généralement pourvu d'un appareil byssogène fort développé; les branchies sont lisses et leurs filaments parallèles sont dirigés ventralement, réfléchis et pourvus seulement de jonctions interfilamentaires ciliées. Cet ordre comprend trois sous-ordres : *Anomiacea*, *Arcacea* et *Mytilacea*.



Sous-ordre : **Anomiacea.**

Animaux asymétriques; muscle adducteur postérieur grand; cœur au dos du rectum et faisant saillie dans la cavité palléale; une seule aorte; branchies soudées entre elles; glandes génitales s'ouvrant dans les reins, et celle de droite s'étendant dans le manteau.

Famille ANOMIIDÆ.

Caractères du sous-ordre.

Anomia, Linné. Byssus calcifié, passant par un trou de la valve droite : *A. ephippium*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Placuna*, Bruguière. Byssus atrophié chez l'adulte; *P. placenta*, Linné; Océan Pacifique.

Sous-ordre : **Arcacea.**

Animaux symétriques; manteau entièrement ouvert; muscles adducteurs antérieur et postérieur bien développés; cœur dans le péricarde; deux aortes; branchies libres et sans jonctions interfoliaires; orifices génitaux et rénaux distincts.

Famille Arcidæ.

Bords du manteau portant des yeux palléaux composés; lèvres et palpes sans séparation (fig. 109, II); coquille à charnière pliodonte.

Pectunculus, Lamarck. Pied à surface plantaire, sans byssus; cœur traversé par le rectum : *P. glycimeris*, Linné; Océan Atlantique et

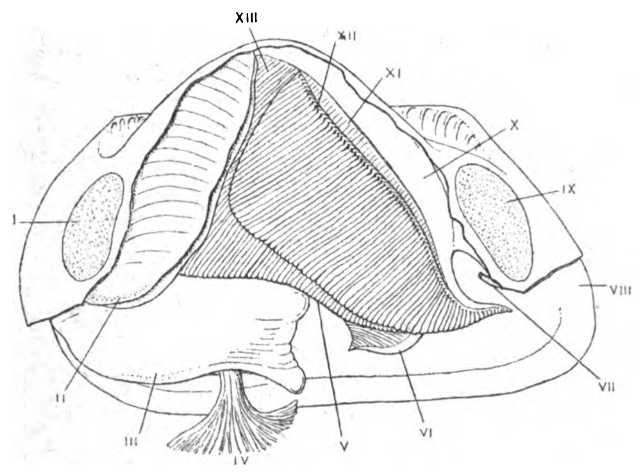


Fig. 109. — *Arca lactea*, vu du côté gauche (le lobe palléal de ce côté. enlevé), grossi; d'après Deshayes. I, adducteur antérieur; II, palpes; III, pied; IV, byssus; V, bord inférieur de la lame interne de la branchie gauche; VI, branchie droite; VII, anus; VIII, manteau; IX, adducteur postérieur; X. support branchial; XI, feuillet direct de la lame branchiale externe; XII, bord libre du feuillet réfléchi de la lame branchiale externe; XIII, feuillet direct de la lame branchiale interne.

Méditerranée. — *Limopsis*, Sassi. Pied à byssus; cœur traversé par le rectum : *L. aurita*, Brocchi; Océan Atlantique. — *Arca*, Linné. Pied à byssus (fig. 109), cœur dorsal au rectum : *A. lactea*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Trigoniidæ.

Pied en forme de hache, tranchant ventralement, à appareil byssogène atrophié, sans byssus; palpes distincts des lèvres.

Trigonia, Bruguière; *T. pectinata*, Lamarck; mers d'Australie.

Sous-ordre : **Mytilacea.**

Animaux symétriques; une suture palléale; muscle adducteur antérieur moins développé; une seule aorte; branchies à jonctions inter-

foliaires; glandes génitales s'étendant dans le manteau et s'ouvrant à côté des reins.

Famille MYTILIDÆ.

Caractères du sous-ordre :

Mytilus, Linné. Orifice anal sessile : *M. edulis*, Linné; Océan Atlantique. — *Modiolaria*, Loven. Orifice anal à siphon; adducteur antérieur assez fort : *M. marmorata*, Forbes; Océan Atlantique et Méditerranée.

3e ordre : **Pseudolamellibranchia.**

Dans ces Lamellibranches, le manteau est entièrement ouvert; le pied est peu développé; le muscle adducteur postérieur généralement seul présent; les oreillettes communiquent entre elles (fig. 95); les branchies sont plissées et les filaments branchiaux à jonctions interfoliaires conjonctives ou vasculaires; les glandes génitales débouchent dans les reins ou tout près de leur ouverture.

Famille AVICULIDÆ.

Appareil byssogène à byssus très fort; branchies soudées au manteau; orifices rénaux et génitaux voisins.

Avicula, Klein. Cœur accolé à la face ventrale de l'intestin; muscle adducteur postérieur seul présent : *A. tarentina*, Lamarck; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Pinna*, Linné. Cœur encore traversé par l'intestin; un petit adducteur antérieur : *P. pectinata*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Perna*, Bruguière.

Famille OSTREIDÆ.

Pas de byssus; fixation par la coquille; cœur généralement ventral à l'intestin; branchies soudées au manteau.

Ostrea, Linné : *O. edulis*, Linné; Océan Atlantique (fig. 95).

Famille PECTINIDÆ.

Byssus nul ou peu développé; une duplicature du bord palléal reployée intérieurement (fig. 110); généralement des yeux palléaux (fig. 92); branchies libres.

Pecten, Lamarck (fig. 110). Animal libre, à yeux palléaux; géné-

ralement hermaphrodite : *P. opercularis*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Spondylus*, Linné. Animal fixé par la coquille;

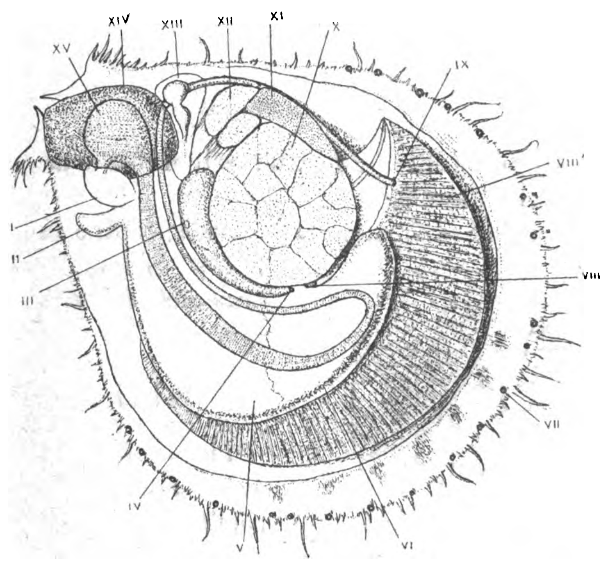


Fig. 110. — *Pecten opercularis*, vu du côté gauche, après l'enlèvement du manteau et de la branchie de ce côté. I, palpes; II, pied; III, point où la glande génitale débouche dans le rein; IV, orifice extérieur du rein : V, partie mâle de la glande génitale; VI, partie femelle; VII, œil palléal; VIII, ganglion viscéral; VIII', branchie; IX, anus; X, partie « striée » de l'adducteur; XI, partie lisse du même; XII, rétracteur du pied; XIII, cœur; XIV, foie; XV, estomac.

des yeux palléaux; pied à appendice pédonculé : *S. gaederopus*, Linné; Méditerrannée. — *Lima*, Bruguière. Animal libre; bords du manteau à longs filaments tentaculaires très nombreux : *L. hians*, Gmelin; Océan Atlantique et Méditerranée.

La famille *Dimyidæ* (*Dimya*, Rouault) est voisine.

4e ordre : **Eulamellibranchia.**

Dans ces Lamellibranches il y a toujours une ou plusieurs sutures palléales; généralement deux muscles adducteurs; les branchies ont des jonctions interfilamentaires et interfoliaires, toutes vasculaires, les dernières formant, dans l'intérieur des lames, des conduits afférents; les glandes génitales ont des orifices extérieurs propres.

Cet ordre renferme les sept sous-ordres suivants : *Submytilacea*, *Tellinacea*, *Veneracea*, *Cardiacea*, *Myacea*, *Pholadacea*, *Anatinacea*.

Sous-ordre : **Submytilacea.**

Manteau généralement bien ouvert, ordinairement à une seule suture, et sans siphons (sauf *Drèissensia*).

Famille Carditidæ.

Une seule soudure palléale ; deux lames branchiales de chaque côté ; pied caréné souvent byssifère.

Cardita, Bruguière. *C. calyculata*, Linné ; Méditerranée.

Les familles *Astartidæ* et *Crassatellidæ* en sont très voisines.

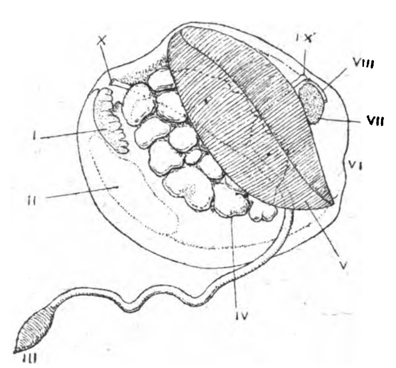


Fig. 111. — *Axinus flexuosus*, vu du côté gauche, grossi ; I, adducteur antérieur ; II, région glandulaire du manteau ; III, extrémité du pied ; IV, saillie des glandes génitales ; V, branchie (lame interne) ; VI, orifice anal ; VII, adducteur postérieur ; VIII, rectum ; IX, rétracteur postérieur du pied ; X, rétracteur antérieur du pied.

Famille Cyprinidæ.

Pied assez long et coudé ; deux sutures palléales ; orifices papilleux.

Cyprina, Lamarck : *C. islandica*, Linné ; Océan Atlantique Nord. — *Isocardia*, Lamarck.

Famille Lucinidæ.

Souvent une seule lame branchiale (l'interne) ; pied ordinairement vermiforme (fig. 111), sans byssus ; muscle adducteur long.

Lucina, Bruguière. Orifice anal parfois prolongé en siphon ; masse viscérale unie : *L. lactea*, Linné ; Méditerranée. — *Axinus*, Sowerby. Deux lames branchiales, une seule suture palléale ; masse viscérale arborescente : *A. flexuosus*, Montagu ; Océan Atlantique (fig. 111). — *Montacuta*, Turton.

Famille Erycinidæ.

Deux lames branchiales ; pied byssifère ou à face ventrale élargie ; sexes séparés ; animaux incubateurs.

Kellya, Turton : *K. suborbicularis*, Montagu (fig. 88). Océan Atlantique et Méditerranée. — *Lepton*, Turton. — *Lasæa*, Leach.

La famille *Galeommidæ* (*Galeomma*, Turton; *Chamydoconcha*, Dall) est voisine.

Famille CYRENIDÆ.

Deux lames branchiales; pied non byssifère; animaux hermaphrodites, incubateurs, fluviatiles.

Cyclas, Bruguière : *C. cornea*, Linné; Europe. — *Pisidium*, Pfeiffer.

Famille UNIONIDÆ.

Orifice pédieux allongé; pied long, comprimé, sans byssus.

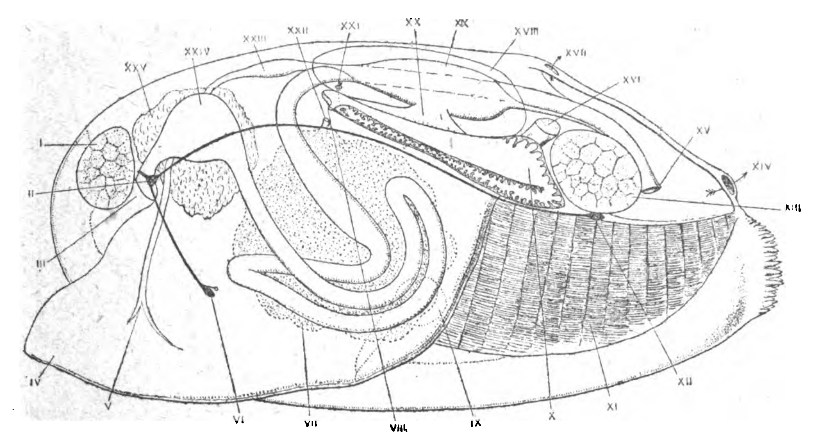


Fig. 112. — *Anodonta*, vu du côté gauche, après enlèvement du manteau et de la branchie de ce côté; schématisé. I, adducteur antérieur; II, ganglion cérébral; III, bouche; IV, pied; V, artère pédieuse; VI, ganglion pédieux et otocyste; VII, glande génitale; VIII, orifice extérieur du rein; IX, cavité du byssus rudimentaire de *Unio*, rapportée sur la figure de *Anodonta*; X, rein; XI, branchie droite; XII, ganglion viscéral; XIII, adducteur postérieur; XIV, orifice anal; XV, anus; XVI, rétracteur postérieur du pied; XVII, fente palléale dorsale; XVIII, péricarde; XIX, ventricule; XX, oreillette, XXI, orifice réno-péricardique; XXII, orifice génital; XXIII, bulbe artériel; XXIV, estomac; XXV, foie.

Anodonta, Lamarck (fig. 112) : *A. cygnæa*, Linné; eaux douces d'Europe. — *Unio*, Philipsson.

La famille *Ætheriidæ* est voisine.

Famille DREISSENSIIDÆ.

Orifice pédieux court; pied cylindrique, byssifère; deux siphons.

Dreissensia, van Beneden : *D. polymorpha*, Pallas; eaux douces d'Europe.

Sous-ordre : **Tellinacea.**

Manteau assez ouvert; branchies lisses; siphons très développés (fig. 118); pied comprimé, allongé; palpes grands.

Famille Tellinidæ.

Lame branchiale externe dirigée dorsalement; siphons très allongés.

Tellina, Linné : *T. baltica*, Linné; Océan Atlantique. — *Scrobicularia*, Schumacher (fig. 118).

Famille Donacidæ.

Lame branchiale externe dirigée ventralement; siphons séparés.

Donax, Linné : *D. trunculus*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Mactridæ.

Lame branchiale externe dirigée ventralement; siphons réunis.

Mactra, Linné : *M. stultorum*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Sous-ordre : **Veneracea.**

Branchies légèrement plissées; pied comprimé; siphons généralement peu allongés.

Famille Veneridæ.

Pied linguiforme; siphons plus ou moins réunis.

Venus, Linné : palpes très petits; pied sans byssus : *V. verrucosa*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Tapes*, Megerle; palpes allongés; pied byssifère; siphons partiellement réunis : *T. pullaster*, Montagu; Océan Atlantique.

La famille *Petricolidæ* est très voisine.

Sous-ordre : **Cardiacea.**

Branchies très plissées; pied cylindroïde, plus ou moins allongé; généralement pas de siphons.

Famille Cardiidæ.

Pied long, géniculé, sans byssus; orifices palléaux voisins, à siphons très courts, entourés de papilles.

Cardium, Linné : *C. edule*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Tridacnidæ.

Pied court byssifère; orifices palléaux écartés; un seul adducteur (postérieur).

Tridacna, Bruguière (fig. 113) : *T. squamosa*, Lamarck; Océan Indien.

Fig. 113. — *Tridacna*, vu du côté gauche. I, bouche; II, pied; III, byssus; IV, extrémité postérieure de l'orifice pédieux; V, orifice branchial; VI, adducteur postérieur; VII, anus; VIII, orifice anal; IX, rétracteur postérieur du pied; X, bulbe aortique; XI, ventricule; XII, péricarde; XIII, branchie.

Famille Chamidæ.

Pied court, sans byssus; deux adducteurs; coquille fixée, asymétrique; orifices palléaux écartés.

Chama, Bruguière : *C. gryphoides*, Linné; Méditerranée.

Sous-ordre : **Myacea**.

Branchies très plissées; pied comprimé, plus ou moins réduit; orifice pédieux généralement petit; siphons bien développés.

Famille Psammobiidæ.

Siphons séparés, allongés; pied assez grand, linguiforme.

Psammobia, Lamarck : *P. vespertina*, Chemnitz, Méditerranée.

Famille Myidæ.

Siphons réunis; pied réduit, sans byssus.

Mya, Linné : *M. truncata*, Linné; Océan Atlantique. — *Lutraria*, Lamarck.

Famille Solenidæ

Pied fort, allongé, souvent cylindrique, sans byssus; siphons plus ou moins courts; branchies étroites.

Fig. 114. — *Teredo navalis*, vu ventralement. I, coquille; II, palette; III, siphon anal; IV, siphon branchial; V, masse siphonale; VI, pied.

Solenocurtus, Blainville. Siphons longs, réunis; pied gros, linguiforme : *S. multistriatus*, Scacchi; Méditerranée. — *Solen*, Linné. Siphons courts; pied long, cylindrique : *S. vagina*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

Famille Saxicavidæ.

Pied petit, byssifère; orifice pédieux très court.

Saxicava, Fleuriau : *S. rugosa*, Linné; Océan Atlantique.

Famille Gastrochænidæ.

Pied cylindrique, très petit, sans byssus; branchies étroites.

Gastrochæna, Spengler : *G. dubia*, Pennant; Océan Atlantique et Méditerranée.

Sous-ordre : **Pholadacea.**

Pied très court, discoïde, tronqué, siphons longs, réunis; pas de ligament.

Famille Pholadidæ.

Organes contenus dans la coquille; une ou plusieurs pièces testacées accessoires.

Pholas, Linné : *P. dactylus*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Pholadidea*, Goodall. — *Jouannetia*, Des Moulins.

Famille Teredinidæ.

Organes contenus en très grande partie dans le siphon branchial; masse siphonale vermiforme (fig. **114**), pourvue postérieurement de deux palettes calcaires.

Teredo, Linné : *T. navalis*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

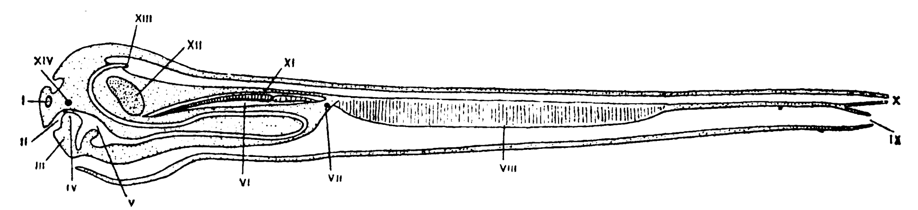


Fig. 115. — *Teredo*, coupe sagittale médiane; en partie d'après GROBBEN. I, rudiment d'adducteur antérieur; II, bouche; III, pied; IV, ganglion pédieux; V, estomac; VI, péricarde; VII, ganglion viscéral; VIII, branchie; IX, orifice du siphon branchial; X, ouverture du siphon anal; XI, cœur; XII, adducteur postérieur; XIII, anus; XIV, ganglion cérébral.

Sous-ordre : **Anatinacea.**

Animaux hermaphrodites; ovaires et testicules à orifices séparés (fig. 101); lame branchiale externe dirigée dorsalement et dépourvue de feuillet réfléchi (fig. 96, J; 101, X).

Famille PANDORIDÆ.

Pied linguiforme, sans byssus; siphons très courts.

Pandora, Bruguière : *P. inæquivalvis*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Myochama*, Stutchbury.

Famille LYONSIIDÆ.

Pied cylindrique, byssifère; siphons courts.

Lyonsia, Turton : *L. norvegica*, Chemnitz; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Lyonsiella*, Sars.

Famille ANATINIDÆ.

Pied grêle, sans byssus; siphons longs; un quatrième orifice palléal.

Thracia, Blainville. Siphons séparés; orifice pédieux allongé : *T. papyracea*, Poli (fig. 101); Océan Atlantique et Méditerranée. — *Pholadomya*, Sowerby. Siphons réunis; orifice pédieux court.

Famille CLAVAGELLIDÆ.

Pied très rudimentaire, sans byssus; siphons longs, réunis; valves continuées par un tube calcaire que sécrètent les siphons.

Clavagella, Lamarck. Deux muscles adducteurs : *C. balanorum*, Scacchi ; Méditerranée. — *Aspergillum*, Lamarck. Pas d'adducteur postérieur : *A. javanus*, Bruguière ; Océan Pacifique.

5ᵉ ordre :

Septibranchia.

Dans ces Lamellibranches, il y a trois sutures palléales, deux siphons plus ou moins allongés et deux adducteurs. Les branchies sont transformées en un septum musculaire (fig. 97, I), s'étendant de l'adducteur antérieur à la séparation des deux siphons et entourant le pied avec lequel il est continu (fig. 116, IX). Ce septum présente des orifices symétriques.

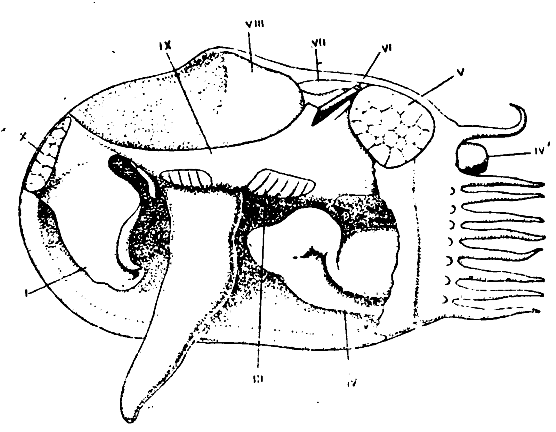


Fig 116. — *Poromya granulata*, vu du côté gauche, grossi. I, palpe antérieur ; II, pied ; III, lamelles sur le septum branchial ; IV, valvule de l'orifice branchial ; IV', siphon anal ; V, adducteur postérieur ; VI, rétracteur postérieur du pied ; VII, cœur ; VIII, ovaire ; IX, septum branchial ; X, adducteur antérieur.

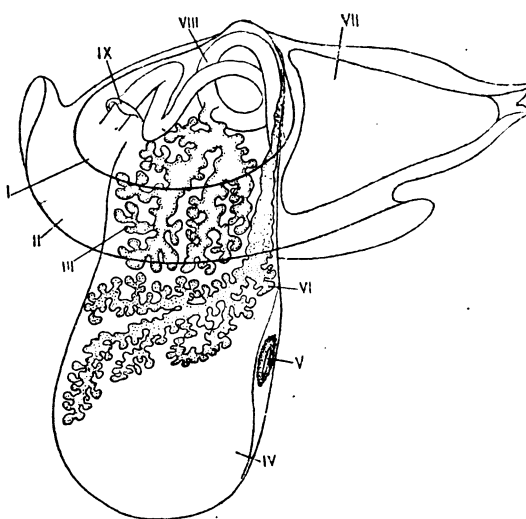


Fig. 117. — *Entovalva*, vu du côté gauche, grossi ; d'après Voeltzkow. I, coquille ; II, manteau ; III, foie ; IV, pied ; V, pore ; VI, glande hermaphrodite ; VII, partie postérieure, incubatrice, du manteau ; VIII, intestin ; IX, ganglion cérébral.

Famille Poromyidæ.

Siphons courts ; pied allongé ; plusieurs groupes de lamelles séparées par des orifices, sur chaque moitié du septum (fig. 116) ; palpes bien développés ; hermaphrodites.

Poromya, Forbes : *P. granulata*, Nyst (fig. 116) ; Méditerranée. — *Silenia*, Smith.

Famille Cuspidariidæ.

Siphons allongés, réunis; pied réduit; palpes rudimentaires ou nuls; septum branchial percé d'orifices isolés, symétriques (fig. 97, V); sexes séparés.

Cuspidaria, Nardo : *C. cuspidata*, Olivi; Océan Atlantique et Méditerranée.

Le genre parasite *Entovalva*, Voeltzkow, n'est pas assez connu pour que ses affinités soient déterminées parmi les Lamellibranches. Le manteau a un orifice postérieur; le pied est gros, avec un orifice en forme de ventouse sur la face postérieure. Les sexes sont réunis (glande hermaphrodite). Vit dans l'œsophage d'une Holothurie de Madagascar (fig. 117).

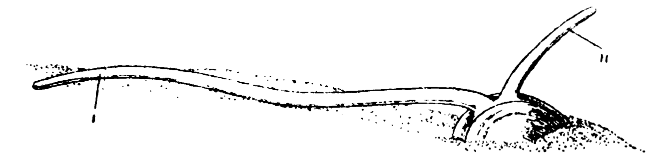


Fig. 118. — *Scrobicularia* enfoui dans la vase, vu du côté droit d'après Meyer et Möbius. I, siphon branchial; II, siphon anal.

IV. — Bibliographie.

Deshayes, Histoire naturelle des Mollusques (Exploration de l'Algérie), 1844-1848. — Pelseneer, Contribution à l'étude des Lamellibranches (*Arch. d. Biol.*, t. XI, 1891). — Rawitz, Der Mantelrand der Acephalen (*Jen. Zeitschr.*, Bd. XXII, XXIV, 1888-1890). — Carrière, Die Drüsen im Fusse der Lamellibranchiaten (*Arb. Z. Z. Inst. Würzburg*, Bd. V. 1879). — Cattie, Les Lamellibranches recueillis dans les courses du Willem Barents (*Bijdr. tot d. Dierk.* 1884). — Barrois, Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches, Lille, 1885. — Fleischmann, Die Bewegung des Fusses der Lamellibranchiaten (*Zeitschr. f. wiss Zool.*, Bd. XLII, 1885). — Duvernoy, Mémoires sur le système nerveux des Mollusques Acéphales (*Mém. Acad. Sci. Paris*, t. XXIV, 1853). — Rawitz, Das Zentrale Nervensystem der Acephalen (*Jen. Zeitschr.*, Bd. XX, 1887). — Barrois, Le stylet cristallin des Lamellibranches (*Rev. biol. Nord France*, 1re année, 1890.) — Menegaux, Recherches sur la circulation chez les Lamellibranches marins, Besançon, 1890. — Peck, the minute Structure of the Gills of Lamellibranch Mollusca (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, vol. XVII, 1877). — Mitsukuri, On the structure and significance of some aberrant forms of Lamellibranchiate Gills

(*Quart. Journ. Micr. Sci.*, vol. XXI, 1881). — Lacaze-Duthiers, Mémoire sur l'organe de Bojanus des Acéphales Lamellibranches [*Ann. d. Sci. nat.* (*Zool.*), sér. 4, t. IV, 1855]. — Letellier, Étude sur la fonction urinaire chez les Mollusques Acéphales (*Arch. de Zool. Expér.*, sér. 2, t. Vbis suppl., 1887). — Rankin, Ueber das Bojanussche Organ der Teichmuschel, *Jen. Zeitschr.*, Bd. XXIV, 1890). — Grobben, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten (*Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. VII, 1888). — Lacaze-Duthiers. Recherches sur les organes génitaux des Acéphales Lamellibranches [*Ann. d. Sci. Nat.* (*Zool.*), sér. 4, t. II, 1854]. — Hoeck, Les organes de la génération de l'huître (*Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen.*, Suppl., Deel. I, 1884). — Sabatier, Anatomie de la moule commune [*Ann. d. Sci. nat.* (*Zool*), sér. 6, t. V, 1877]. — Purdie, The Anatomy of the common Mussels, Wellington, 1887. — Vaillant, Recherches sur la famille des Tridacnidés [*Ann. d.Sci. nat.* (*Zool.*), sér. 5, t. IV, 1865]. — Egger, Jouannetia Cumingii (*Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg*, Bd. VIII, 1887). — De Lacaze-Duthiers, Morphologie des Acéphales (*Arch. de Zool. Expér.*, sér. 2, t. I, 1883). — Pelseneer, Report on the Anatomy of the Deep Sea Mollusca (*Zool. Challenger Expedit.* part. LXXIV. 1888). — Loven, Bidrag till Kännedomen om Utvecklingen af Mollusca Acephala Lamellibranchiata (*K. Vet. Akad. Handl.*, 1848). — Horst, Embryogénie de l'huître (*Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen.*, suppl., Deel I, 1884). — Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLI, 1885). — Schierholz. Ueber Entwickelung der Unioniden [*Denkschr. d. K. Akad. Wiss. Wien* (*Mat. Naturw. Classe*), Bd. L, V., 1888]. — Wilson, On the Development of the Common Mussel (5th *Ann. Rep. Fish Board of Scotland*, 1887).

Classe 5 : CEPHALOPODA, Cuvier.

Mollusques symétriques, dont les bords du pied entourent entièrement la tête, sous forme d'appendices péribuccaux et dont l'epipodium forme en arrière de la tête deux lobes libres ou soudés, constituant un entonnoir par lequel sort l'eau de la cavité palléale. — Type : le Poulpe ou « Pieuvre ».

I. — Morphologie.

1. Conformation extérieure et téguments. — Par suite du déplacement du pied, dont les bords latéraux entourent la tête et viennent se rejoindre en avant de la bouche, la face ventrale est très raccourcie (fig. 119) et la longueur très réduite; il s'ensuit que les deux extrémités du tube digestif sont très rapprochées et que la cavité palléale s'ouvre immédiatement en arrière de la tête.

1° La *tête* s'est fort développée, mais ne présente guère d'autres appendices que ceux formés par le pied qui l'embrasse. Certains OEgopsides (*Taonius Suhmi* et les embryons d'une forme voisine :

« embryon de Grenacher »), présentent seuls des yeux pédonculés. Chez *Nautilus*, ces organes (fig. 142) sont aussi un peu saillants, et il y a, en outre, deux tentacules céphaliques de chaque côté, un en avant, un en arrière de l'œil.

2° Le *pied* forme autour de la bouche une couronne d'appendices peu découpée dans *Nautilus*, beaucoup plus dans les Dibranches, où ces organes constituent quatre ou cinq paires symétriques, généralement assez allongées. Les lobes pédieux péribuccaux de *Nautilus* portent de nombreux tentacules rétractiles dans les gaînes (fig. 142); les appendices (bras) des Dibranches portent à leur face ventrale des ventouses (fig. 143). Ces bras sont au nombre de huit, de conformation analogue, dans les Octopodes (où ils sont les plus longs) et les Décapodes; mais ces derniers en possèdent encore deux autres, postérieurement (bras tentaculaires), plus longs et plus grêles, ne portant généralement de ventouses que vers leur extrémité libre; en outre, ces bras tentaculaires sont rétractiles plus ou moins complètement (entièrement : *Sepia*, *Sepiola*, *Rossia*; en partie : *Loligo*; très peu : la plupart des OEgopsides) dans des poches spéciales.

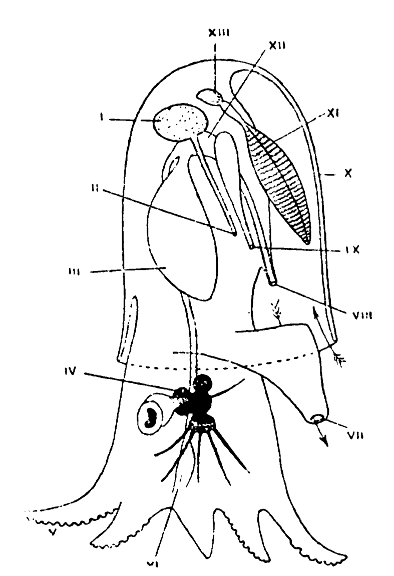


Fig. 119. — Schéma de l'organisation d'un Céphalopode, dans sa position morphologique, vu du côté gauche. I, glande génitale; II, orifice génital; III, foie; IV, centres nerveux et œil; V, bras; VI, bulbe buccal; VII, entonnoir; VIII, anus; IX, orifice rénal; X, manteau; XI, branchie; XII, estomac; XIII, cœur.

Plusieurs des huit bras proprement dits, ou même tous, peuvent être réunis par une membrane interbrachiale : *Tremoctopus* (les quatre dorsaux), *Histioteuthis* (les six dorsaux) et surtout *Alloposus* et *Cirroteuthis* (fig. 145), où les huit bras sont réunis sur toute leur longueur par cette membrane. D'autre part, les deux bras dorsaux d'*Argonauta* sont élargis en forme de voile (fig. 146) pouvant s'appliquer contre le manteau et y produire une coquille protectrice. Enfin, dans beaucoup de cas, un bras du mâle est modifié pour servir d'organe d'accouplement, parfois détachable (hectocotyle;

voir plus loin). On observe une réduction notable des bras, dorsaux particulièrement, dans certains *Cranchiidæ* et *Chiroteuthidæ*, et surtout des bras tentaculaires, dans divers OEgopsides. où il n'en reste que des moignons presque nuls : *Leachia*, *Chaunoteuthis*, *Veranya* (adulte, les jeunes ont encore de petits bras tentaculaires).

Les ventouses sont pédonculées dans les Décapodes (à pédoncule axial ou latéral), et sessiles chez les Octopodes (fig. 120); elles sont groupées le long de la face buccale des bras en série généralement double, simple chez *Eledone*, *Cirroteuthis* (fig. 145), parfois sur plus de deux rangs (*Sepia*, *Spirula*, *Gonatus*, *Dosidicus*, *Tritaxeopus*, *Ctenopteryx* [les trois paires dorsales]). Chaque ventouse est constituée par une surface d'application annulaire, au milieu de laquelle est une cavité centrale dont la capacité peut augmenter par la rétraction de son fond. Celui-ci est pourvu de fibres musculaires perpendiculaires (fig. 120, I), dont la contraction produit la succion sur la proie ou sur tout autre objet. Des fibres rayonnantes (fig. 120, II) augmentent par leur action l'adhérence de la surface annulaire, qui est surtout assurée par les propres rugosités cuticulaires de cette dernière : simples petites saillies chez les Octopodes, anneau « corné » complet, pourvu de denticules très saillants, chez les Décapodes. Dans certains de ces derniers, une dent de l'anneau est devenue prépondérante et très grande : la ventouse est ainsi transformée en un organe à crochet (exemple : *Onychoteuthis*, où il y a encore des ventouses véritables; *Veranya*, où les ventouses ne sont plus que la base des crochets, sur les bras de l'adulte). Chez *Cirroteuthis*, il y a sur chaque bras, outre la rangée de ventouses, des filaments tentaculaires alternant, de chaque côté, avec les ventouses (fig. 145).

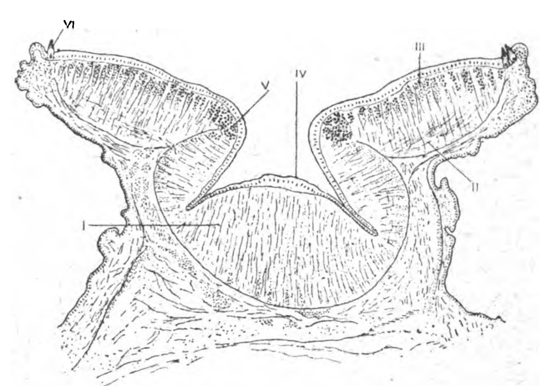


Fig. 120. — Coupe axiale d'une ventouse de *Argonauta*, grossie; d'après NIEMIEC. I, fibres musculaires rétractrices du fond; II, fibres musculaires rayonnantes; III, fibres musculaires circulaires; IV, fond de la cavité de la ventouse; V, sphincter; VI, denticule du bord.

L'*entonnoir* est un épipodium très spécialisé dont on peut bien reconnaître la nature dans les embryons (fig. 121, IV), où l'on voit cet organe situé latéralement et postérieurement, entre le manteau et le pied. Originairement, il est formé de deux lobes latéraux symétriques, se recouvrant (*Nautilus*, fig. 142, XII); puis, ces lobes se soudent par leurs bords, dans les Dibranches, où ils constitue un tube complet, faisant saillie hors de l'ouverture palléale (fig. 119, 138, 141, 145, 146) et par lequel sont rejetés l'eau, les excréments, le produit de la poche à encre, etc. Il est souvent pourvu intérieurement (sur sa face antérieure « dorsale ») d'une valvule plus ou moins grande : Nautile, la plupart des Décapodes; nulle dans *Leachia* (OEgopside) et les Octopodes. En outre, la paroi intérieure de l'entonnoir présente encore, dans les Céphalopodes, une saillie épithéliale de forme variable, constituant une glande muqueuse (organe de Müller).

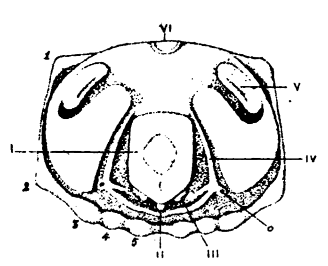


Fig. 121. — Jeune embryon de *Sepia*, sur son vitellus, vu dorsalement, × 10 environ; d'après Vialleton. I, manteau; II, anus; III, branchie; IV, épipodium (entonnoir); V, œil; VI, bouche; 1, 2, 3, 4, 5, saillies des bords du pied, ou bras; *o*, otocyste.

Il existe de chaque côté, des faisceaux musculaires puissants, prenant origine sur la masse céphalo-pédieuse et sur les bords de l'entonnoir, se réunissant et s'insérant symétriquement sur les côtés de la coquille, intérieurement chez *Nautilus*; extérieurement chez les Dibranches (sur les bords de la dernière loge, dans *Spirula*). D'autres faisceaux musculaires différenciés se présentent encore et sont surtout dus à la spécialisation de l'entonnoir.

3° Le *manteau* constitue un sac en forme de cloche, dont le bord est libre (fig. 119) sur tout son pourtour chez les Décapodes, sauf chez *Sepiola* où il est soudé antérieurement à la tête, sur la ligne médiane; dans les Octopodes, il est également soudé à la tête, antérieurement et latéralement, de sorte que l'ouverture palléale y est très réduite (surtout chez *Cirroteuthis*, fig. 145). Dans les Décapodes, afin de mieux faire adhérer le manteau à l'entonnoir pendant l'expulsion (par ce dernier) de l'eau respiratoire, les bords libres du manteau portent de chaque côté une saillie cartilagineuse qui s'engage dans un creux correspondant de l'entonnoir : appareil de résistance. Chez certains OEgopsides (*Cranchia*, *Leachia*) et chez les Octopodes, cet appareil

est très peu développé, ou nul (n'étant plus nécessaire : *Cirroteuthis*).

La cavité palléale, ouverte en arrière de la tête (fig. 119) s'étend jusqu'au sommet du dos et renferme les branchies, les orifices anal, rénaux et génitaux (fig. 119, 142). Dans certaines formes, elle est divisée longitudinalement par une jonction musculaire, de part et d'autre de l'anus, entre le manteau et la masse viscérale (*Sepiola*, Octopodes). Le manteau est un organe très musculaire, qui joue, par ses contractions, un double rôle : dans la respiration, en aspirant et chassant alternativement et régulièrement l'eau (qui pénètre dans la cavité palléale entre l'entonnoir fermé et le bord du manteau); et dans la locomotion, en expulsant violemment cette eau par l'entonnoir, ce qui produit un brusque mouvement de recul en sens opposé. Le nombre des mouvements respiratoires du manteau est variable et généralement plus grand dans les Décapodes que chez les Octopodes,

Le manteau n'est recouvert par une coquille que chez les Tétrabranches (*Nautilus*), où un petit lobe dorsal antérieur s'étend cependant déjà sur elle; sur la paroi intérieure de cette coquille s'insèrent latéralement et symétriquement les muscles rétracteurs de la tête et du pied. Partout ailleurs, il recouvre la coquille (au moins partiellement : *Spirula*, fig. 144), qui est alors intérieure, souvent rudimentaire (généralité des Décapodes) ou nulle (généralité des Octopodes).

La coquille enroulée de *Nautilus* est pourvue de cloisons intérieures perpendiculaires à l'axe d'enroulement : la dernière des loges ainsi formées est seule occupée par l'animal. Cependant celui-ci s'étend jusqu'à la partie initiale de la coquille, par un tube calcaire (siphon), traversant toutes les cloisons et renfermant un prolongement des téguments palléaux ; les loges traversées par le siphon sont remplies de gaz et constituent un appareil hydrostatique. Cette coquille multiloculaire externe, droite chez divers *Nautilidæ* paléozoïques (exemple : *Orthoceras*), s'est enroulée en sens inverse (endogastrique) dans *Spirula* où elle est déjà en grande partie interne (fig. 144). Elle est devenue (enroulée ou droite) intérieure (phragmocône, fig. 122, I) dans certains Céphalopodes dibranches (*Belemnitidæ*, *Spirulirostra*) et y a été entourée d'une secrétion calcaire du manteau (non homologue à la coquille des Mollusques), sous forme d'un rostre pointu opposé à la tête (fig. 122) et d'une lame céphalique ou « garde » au côté antérieur (dorsal), de sorte qu'il y a dans la coquille de ces Céphalopodes, quelque chose de plus que dans celle des autres Mollusques.

Chez les autres Dibranches Décapodes, cette coquille intérieure a vu son phragmocône se rudimenter beaucoup, ainsi que son rostre (*Sepia*, où la coquille est stratifiée et alvéolaire), et est essentiellement constituée par la garde antéro-dorsale, où s'insèrent les muscles rétracteurs de la masse céphalo-pédieuse : la calcification de cette garde ne se fait plus et la coquille reste à l'état de « plume » ou « gladius » chitineux, dans les OEgopsides, dans *Loligo* et *Sepiola* (où cette coquille est très réduite, n'occupant que la moitié antérieure du corps). Dans *Idiosepius*, la coquille est presque nulle ; elle manque entièrement chez certains *Sepiolidæ* et formes voisines (*Stoloteuthis*, *Inioteuthis*, *Sepioloidea* et *Sepiadarium*). — Chez les Octopodes, il n'y a plus, à proprement parler, de coquille interne. *Cirroteuthis* possède encore une petite pièce médiane, et *Octopus*, deux petits stylets latéraux servant à l'insertion des muscles rétracteurs de la tête et de l'entonnoir.

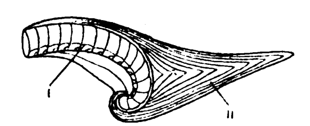


Fig. 122. — Coupe sagittale de *Spirulirostra*, d'après d'ORBIGNY. I, phragmocône ; II, rostre.

La femelle de *Argonauta* porte une coquille externe secondaire, entourant le manteau et formée (après l'éclosion seulement) par l'extrémité palmée des deux bras dorsaux [1].

Dans la plupart des Céphalopodes à coquille intérieure (Décapodes, et *Cirroteuthis* parmi les Octopodes), des expansions latérales symétriques du manteau constituent des nageoires de forme et de situation variées. Ces organes naissent à l'extrémité postérieure du manteau, sous forme de deux saillies triangulaires ou arrondies ; elles y restent, dans la majorité des OEgopsides (exemple : *Ommatostrephes*, fig. 143), *Loligo*, etc., et se divisent en filaments dans *Ctenopteryx* (fig. 123). Dans *Sepioteuthis*, elles s'étendent sur toute la longueur du manteau, ainsi que chez *Sepia*, où

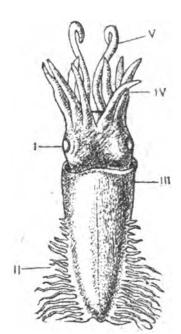


Fig. 123. — *Ctenopteryx fimbriatus*, vu dorsalement, × 2 ; d'après APPELLÖFF. I, œil ; II, nageoire ; III, manteau ; IV, bras ; V, bras tentaculaires.

[1] Dans le cours du développement, *Argonauta* présente une invagination préconchylienne, qui s'évanouit plus tard. Si, donc *Argonauta* est forcé de se faire une coquille par un autre moyen, c'est que la coquille palléale, une fois perdue, ne peut plus réapparaître : preuve de l'*irréversibilité de l'évolution*, formulée par DOLLO (Cours donné à l'Institut Solvay, 4e leçon, p. 2, Bruxelles, 1890).

elles se rétrécissent de façon à avoir une largeur uniforme (fig. 141). D'autre part, elles quittent l'extrémité postérieure pour se localiser à mi-corps (*Sepiola*) ou plus en avant (*Cirroteuthis*, fig. 145).

Dans l'épaisseur des téguments, le tissu conjonctif est souvent condensé en cartilage de structure analogue à celle du cartilage des Vertébrés et caractérisé par les prolongements ramifiés de ses céllules. Il est surtout développé dans la tête, où il entoure complètement le système nerveux central et les otocystes, dans les Dibranches (fig. 124), et y est traversé par le tube digestif; il présente parfois des expansions partielles antérieures, autour du globe de l'œil : *Sepia*. Chez *Nautilus*, il supporte seulement la partie ventrale des centres nerveux. Des muscles (notamment les rétracteurs de la tête) prennent origine sur ce cartilage « crânien ». D'autres pièces cartilagineuses existent encore à la base des nageoires, en forme de lames allongées : *Loligo*, *Sepia*, etc. ; à la nuque (cartilage nuchal), lame médiane plus ou moins épaisse située en avant, au dos de la tête (dans tous les Dibranches sans soudure du manteau à la tête; manque donc à *Sepiola* et aux Octopodes); les muscles latéraux de l'entonnoir s'y insèrent. Enfin, il y a parfois un cartilage, découpé, à la base des bras, au côté antérieur de la tête, relié au cartilage crânien (*Sepia*).

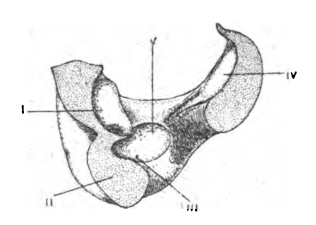


Fig. 124. — Cartilage céphalique de *Loligo*, coupé par le plan sagittal médian, vu du côté gauche, grossi. I, fossette des centres pédieux; II, surface de section; III, trou du parf palléal; IV, fossette des centres cérébraux; V, fossette des ganglions viscéraux.

Les téguments renferment aussi, sous l'épithélium, dans les Dibranches au moins, des chromatophores ou cellules pigmentées extensibles, dont l'activité produit les changements de coloration si remarquables de ces animaux. Ces chromatophores (fig. 143) sont des cellules ectodermiques enfoncées sous l'épithélium et sur lesquelles s'attachent alors des fibres mésodermiques rayonnantes. Leur pigment, de couleur différente dans différentes cellules (par exemple : rouge, bleu, jaune, brun, dans les Décapodes), d'ailleurs toujours en mouvement de trémulation, s'étend sous l'influence d'émotions et de sensations, ou peut, par la volonté de l'animal, prendre un état de contraction ou d'extension déterminée pour produire une teinte analogue à celle du fond.

Dans ce dernier cas, l'action des chromatophores est directement placée sous l'influence du système nerveux central, et la section du nerf optique annule les changements volontaires de coloration du côté correspondant. Les chromatophores sont surtout répandus à la surface antérieure (supérieure dans la position naturelle), sur le manteau, la tête, la face externe des bras. Il y a aussi chez les Décapodes, sous les chromatophores, une couche de cellules miroitantes qui donnent à ces animaux leur aspect irisé.

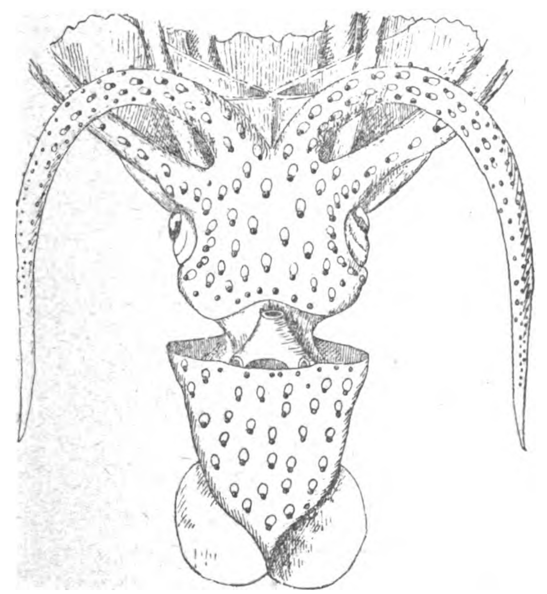


Fig. 125. — *Histioteuthis Ruppelli*, vu ventralement, montrant les organes phosphorescents; réduit; d'après Vérany.

Fig. 126. — *Histioteuthis Ruppelli*, coupe sagittale d'un appareil phosphorescent, × 20; d'après Joubin. *A*, cône transparent; *C*, écran noir; *Cr*, chromatophores; *Ep*, épiderme; *F*, couche photogène; *L*, lentille biconvexe; *M*, miroir supérieur; *N*, nerfs; *R*, réflecteur; *T*, lentille cocnave-convexe.

Enfin, chez certains Céphalopodes abyssaux (*Histioteuthis*, fig. 125), il y a, à la surface du corps, des organes lumineux, tous orientés vers l'extrémité orale et constitués essentiellement d'une couche photogène profonde (fig. 126, F) et de parties réfringentes superficielles.

Les téguments présentent encore dans plusieurs Dibranches, des cavités aquifères, sans communication aucune avec le système circulatoire, ouvertes exté-

rieurement par des pores aquifères. Outre les poches des bras tentaculaires des Décapodes (voir plus haut), il y a des pores céphaliques sur le dos de la tête et à la base de l'entonnoir (exemple : *Philonexis*, fig. 138, III); des poches buccales, à la base intérieure de la couronne des bras, au côté ventral (*Sepia*, deux poches; *Loligo* une seule), jouant un rôle accessoire dans la fécondation; des poches dans le manteau (certains *Sepiidæ* exotiques).

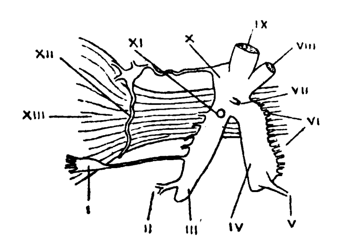


Fig. 127. — Système nerveux central de *Nautilus* femelle, vu du côté gauche; d'après Valenciennes. I, ganglion pédieux accessoire; II, nerf de l'entonnoir; III, ganglion pédieux; IV, ganglion viscéral; V, nerf viscéral; VI, nerfs palléaux; VII, nerfs tentaculaires; VIII, nerf olfactif; IX, nerf optique; X, ganglion cérébral; XI, otocyste; XII, commissure stomato-gastrique; XIII, bulbe buccal.

2. **Système nerveux et organes des sens.** — Chez tous les Céphalopodes, les parties essentielles du système nerveux sont centralisées dans la tête, autour de la portion antérieure de l'œsophage (fig. 128). Dans les Tétrabranches, la concentration est relativement moindre, chaque paire de centres étant représentée par un demi-anneau ganglionnaire (fig. 127) : un dorsal, cérébral, entre deux ventraux, continus avec ce dernier; l'antérieur, pédieux, appuyé sur le cartilage céphalique, et le postérieur, viscéral. L'anneau pédieux innerve l'entonnoir et les appendices péribuccaux (un ganglion accessoire, fig. 127, I, existe chez la femelle, pour le lobe ventral inférieur); le viscéral donne au manteau et aux viscères des nerfs dont la distribution est analogue à celle qui existe chez les Dibranches, et le cérébral en envoie aux yeux, otocystes, tentacules, lèvres, etc.; il en naît aussi une commissure stomato-gastrique entourant ventralement l'œsophage, immédiatement en

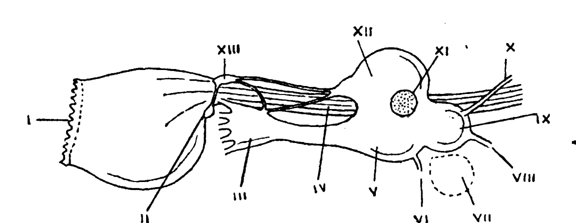


Fig. 128. — Système nerveux central de *Sepiola*, vu du côté gauche grossi. I, bouche; II, ganglion stomato-gastrique; III, ganglion brachial; IV, œsophage; V, ganglion pédieux; VI, nerf de l'entonoir; VII, place de l'otocyste; VIII, nerf viscéral; IX, ganglion viscéral; X, nerf palléal; XI, nerf optique coupé; XII, ganglion cérébral; XIII, partie antérieure du ganglion cérébral.

arrière du bulbe buccal, qui montre sur chaque côté un ganglion «pharyngien» latéral (fig. 127, XII).

Dans les Dibranches, la masse cérébrale est extérieurement presque indivise, surtout chez les Octopodes (fig. 130); elle se trouve contenue dans la capsule cartilagineuse céphalique (fig. 124), de sorte que beaucoup de nerfs traversent celle-ci, exemple : nerf palléal (fig. 124, III), et donne latéralement les gros nerfs optiques, renflés chacun en un énorme ganglion, plus gros que la masse entière du «cerveau» (fig. 129, III).

Le centre cérébral proprement dit, d'apparence extérieurement unique (fig. 129, XVI) est divisé transversalement, chez les Décapodes, en une petite masse antérieure (dont naissent la commissure stomato-gastrique et une paire de connectifs cérébro-brachiaux), et une masse principale postérieure, très écartée dans les OEgopsides (*Ommatostrephes*, fig. 129, II), moins dans *Sepiola* (fig. 128, XIII) et *Loligo*, peu dans *Sepia* : ces deux parties sont réunies par

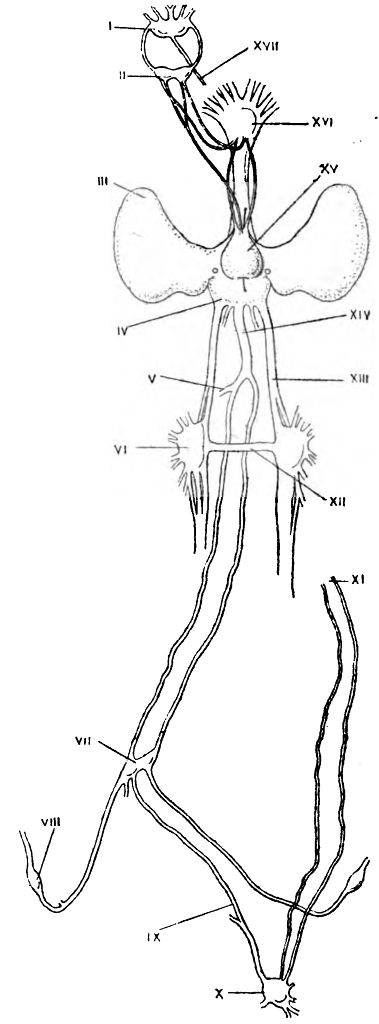


Fig. 129. — Système nerveux central de *Ommatostrephes*, vu dorsalement; d'après HANCOCK. I, ganglion stomato-gastrique; II, partie antérieure des ganglions cérébraux; III, ganglion optique; IV, ganglion viscéral; V, nerf rectal; VI, ganglion palléal («étoilé»); VII, ganglion sur les nerfs viscéraux; VIII, ganglion branchial; IX, anastomose viscéro-stomato-gastrique; X, ganglion stomacal; XI, nerf œsophagien stomato-gastrique, coupé et continué en XVII; XII, commissure des ganglions étoilés; XIII, nerf palléal; XIV, nerf viscéral; XV, ganglion cérébral sous lequel une sonde indique le passage de l'œsophage et du nerf stomato-gastrique de XVII à XI; XVI, ganglion brachial; XVII, nerf œsophagien stomato-gastrique.

deux minces connectifs parfois fusionnés sur une certaine étendue (fig. 129). Ces deux portions des ganglions cérébraux sont entièrement concentrés chez les Octopodes, où un simple sillon transversal les sépare (fig. 130), la masse postérieure présentant elle-même six sillons longitudinaux parallèles.

La masse nerveuse ventrale (ou sous-œsophagienne) comprend essentiellement les centres pédieux et viscéraux, étroitement réunis et seulement séparés sur la ligne médiane pour le passage d'un tronc aortique (comme dans divers Gastropodes), ce tronc passant au dos des glanglions viscéraux et au côté ventral des pédieux. Ces derniers centres sont transversalement segmentés en deux paires : antérieure ou « brachiale », et pédieuse proprement dite, postérieure (fig. 128). Leur séparation est au maximum dans les OEgopsides (*Ommatostrephes*, fig. 129), *Loligo*, *Sepiola* (fig. 128), moindre dans *Sepia*. Chez tous ces Décapodes, les centres brachiaux se divisent antérieurement en dix gros nerfs pour les bras, anastomosés entre eux à la base de ces derniers. Dans les Octopodes, les centres brachiaux et pédieux sont beaucoup plus rapprochés, et les premiers ne donnent nécessairement que huit gros nerfs; ces centres brachiaux s'étendent (avec les bras qu'elles innervent) latéralement autour de l'œsophage et même, dans les Octopodes, se rapprochent dorsalement au point d'y être réunis par une mince commissure supra-œsophagienne. — Les centres pédieux proprement dits innervent principalement l'entonnoir; avec les ganglions brachiaux, ils président aux fonctions locomotrices.

Sur les côtés de la masse nerveuse sous-œsophagienne postérieure, sont les centres pleuraux, invisibles extérieurement et dont sortent les gros nerfs palléaux (fig. 129, XIII); ventralement sont les centres viscéraux, donnant essentiellement les gros nerfs viscéraux, plus ou moins fusionnés à leur naissance (fig. 129, XIV). — Des centres secondaires se trouvent sur les nerfs palléaux : ganglions palléaux (« ou étoilés »), sur la paroi intérieure du manteau, vers le bord dorsal (fig. 129, VI), commissurés au dos de l'œsophage dans les OEgopsides (*Ommatostrephes*, *Onychoteuthis*, *Enoploteuthis*, *Gonatus*, *Veranya*, *Thysanoteuthis*) et *Loligo*; — sur les nerfs viscéraux, notamment à la naissance des branchies (fig. 129, VIII).

Le système nerveux stomato-gastrique est composé d'une paire de ganglions accolés, situés sous l'œsophage, immédiatement en arrière du bulbe buccal (fig. 129, I), reliés aux centres cérébraux (masse

antérieure chez les Décapodes) par un connectif et donnant des nerfs au tube digestif jusqu'à l'estomac sur lequel ils forment un gros ganglion dont un filet s'anastomose avec un nerf viscéral (fig. 129, IX).

La structure des centres nerveux est pareille à celle des mêmes organes des autres Mollusques : une couche superficielle de cellules ganglionnaires, continue, épaisse, cache les centres glanglionnaires véritables formés par les prolongements de ces cellules et reliés entre eux par des connectifs fibrillaires : cérébro-pédieux et cérébro-brachial, cérébro-pleural, pleuro-pédieux, pleuro-brachial (long) et pleuro-viscéral (court) (fig. 130).

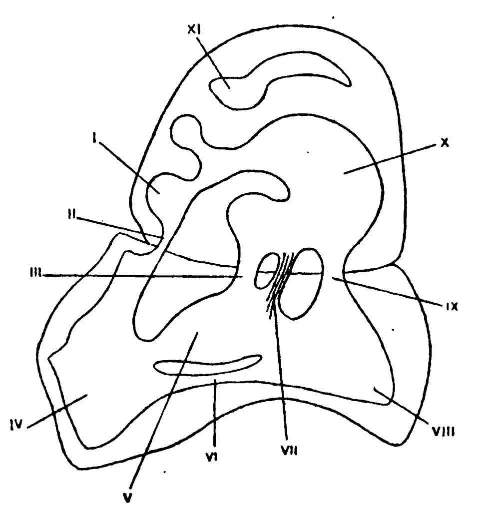


Fig. 130. — Coupe sagittale, un peu latérale du « cerveau » de *Octopus*, grossi. I, partie antérieure du ganglion cérébral; II, connectif cerebro-brachial; III, connectif cérébro-pédieux; IV, ganglion brachial; V, ganglion pédieux; VI, connectif pleuro-brachial. VII, nerf otocystique; VIII, ganglion pleural: IX, connectif cérébro-pleural; X, ganglion cérébral, masse principale; XI, lobe frontal supérieur du ganglion cérébral.

Organes des sens. — La sensibilité tactile est plus particulièrement localisée dans les bras des Dibranches et les tentacules des Tétrabranches.

Tous les Céphalopodes ont, dans le voisinage de l'œil, au côté ventral de celui-ci, un organe olfactif constitué par une saillie (exemple : *Chiroteuthis*, *Doratopsis*, *Ctenopteryx*), par un tubercule creusé d'une cavité (chez *Nautilus*), et le plus généralement par une simple fossette plus ou moins profonde (la plupart des Dibranches, exemple : *Sepia*, fig. 141). Dans l'épithélium de cet appareil, se trouvent de nombreuses cellules sensorielles; le nerf qui aboutit à cet organe provient du ganglion cérébral (« lobe frontal supérieur », fig. 130,XI), est confondu d'abord avec le nerf optique et paraît sortir de celui-ci à côté d'un petit tubercule situé sur ce nerf (fig. 129), mais dont il ne reçoit aucune fibre.

Les *otocystes* sont partout deux cavités, situées, dans *Nautilus*, sur les côtés des centres pédieux et appuyées sur le cartilage céphalique;

placées ventralement, entre les ganglions pédieux et viscéraux (fig. 128), accolées l'une à l'autre, séparées seulement par une cloison, dans les Dibranches, où elles sont entièrement contenues dans le cartilage « crânien ». Chaque otocyste renferme de nombreuses otoconies dans *Nautilus* et un gros otolithe, généralement aplati, pourvu de crêtes, dans les Dibranches (non calcifié chez *Eledone*). La cavité de chaque otocyste est continuée par un petit canal cilié s'enfonçant dans le cartilage et se terminant en cæcum, reste de la communication de l'organe avec le dehors pendant le développement embryonnaire. Chez les Dibranches, la paroi intérieure des otocystes n'est pas unie, mais présente de fortes saillies, laissant des sillons entre elles (exemple : Décapodes). — L'épithélium sensoriel est localisé à la partie antérieure de l'organe et constitue une plaque ou tache acoustique à laquelle (ainsi qu'à une crête latérale) aboutit la partie essentielle du nerf otocystique; celui-ci naît du ganglion cérébral et traverse obliquement le centre pédieux (fig. 130, VII).

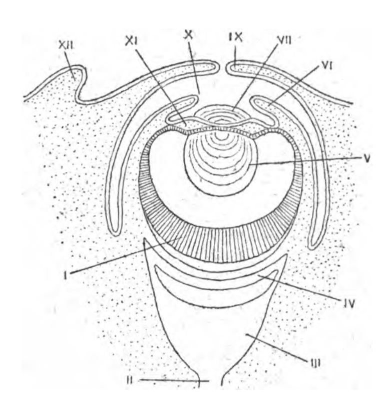


Fig. 131. — Coupe axiale de l'œil d'un œgopside, d'après GRENACHER. I, rétine; II, nerf optique; III, ganglion optique; IV, couche nerveuse de la rétine; V, segment intérieur du cristallin; VI, iris; VII, segment extérieur du cristallin; IX, fausse cornée externe; X, chambre antérieure de l'œil; XI, cornée; XII, paupière.

Les *yeux* sont toujours sur les côtés de la tête et sont généralement sessiles (voir plus haut, tête). Dans *Nautilus*, ils sont constitués par une cavité ouverte, à petit orifice, à paroi intérieure rétinienne pigmentée, et sans appareil réfringent. Dans les Dibranches, le globe oculaire est appuyé sur le cartilage céphalique, parfois dans une orbite plus ou moins incomplète, formée par une expansion aliforme du cartilage (*Sepia*), et il présente un très gros ganglion optique. La cavité oculaire y est fermée, comme chez la majorité des Gastropodes et présente les mêmes parties essentielles : rétine, cornée et cristallin, plus des parties accessoires, qui en font un organe très parfait.

La rétine occupe le fond de la cavité et ses bâtonnets sont dirigés vers la lumière; la cornée est située entre les deux segments du cristallin (fig. 131). Au-dessus de ce dernier, des replis successifs des tégu-

ments extérieurs forment un iris contractile (fig. 131, VI), à pupille circulaire (OEgopsides) ou ovale, souvent réniforme (Octopodes; *Sepia*, *Loligo*); puis une fausse cornée superficielle (fig. 131, IX), sous laquelle est une « chambre antérieure de l'œil », et dont les bords ne se rejoignent pas dans les OEgopsides, mais se réunissent dans les autres Décapodes et les Octopodes, où la « chambre antérieure » est entièrement close (sauf certains cas où elle n'est pas complètement fermée et communique encore avec l'extérieur par un petit orifice [« pore lacrymal »]: *Sepiola*). Enfin, un dernier repli au-dessus de cette fausse cornée constitue une paupière transversale (inférieure), plus complètement développée dans les Octopodes, où elle peut, par la contraction de son orifice circulaire (latéral), recouvrir entièrement l'œil.

La rétine est en réalité formée d'une seule couche de cellules rétiniennes, recouvertes de leurs bâtonnets ou rhabdomes; mais ceux-ci sont fort allongés, ce qui donne une grande épaisseur à la rétine. Chaque rhabdome est en relation avec au moins quatre cellules rétiniennes dont les prolongements s'étendent à son intérieur, et chacune de celle-ci est en relation avec deux rhabdomes. Au niveau où les cellules rétiniennes se joignent aux bâtonnets, des cellules forment une couche limitante. Au dessus de celle-ci, le pigment est réparti dans les cellules rétiniennes surtout à la partie inférieure et vers l'extrémité supérieure; dans l'obscurité toutes les granulations pigmentaires s'amassent à la base.

Le cristallin cuticulaire est produit par les deux faces interne et externe de la cornée : ses deux segments sont formés de couches successives; l'externe est le moins saillant; l'interne (correspondant au cristallin des Gastropodes) est beaucoup plus bombé et volumineux, moins cependant que la cavité oculaire (ou « chambre postérieure »), dont le restant est rempli par un corps vitré assez fluide, comme dans la généralité des Gastropodes,

3. **Système digestif.** — Le tube digestif se compose d'une masse buccale avec deux mandibules et une radule, d'un long œsophage, d'un estomac musculaire à cæcum pylorique et d'un intestin court, replié en avant et débouchant sur la ligne médiane, sous l'entonnoir.

L'ouverture buccale, située au milieu des appendices pédieux, est entourée d'une lèvre circulaire garnie de papilles, et en outre, chez les Dibranches, d'une membrane qui, dans certains Décapodes, est

divisée en lobes alternant avec les bras et portant aussi de petites ventouses (certains *Loligo*). La cavité buccale ou pharynx a des parois très musculaires : elle est garnie antérieurement de deux puissantes mandibules dorsale et ventrale, en forme de bec de perroquet, la ventrale dépassant l'autre. Ces mandibules sont pourvues de lames d'insertion recourbées, sur lesquelles s'attachent de gros muscles formant la masse principale du bulbe buccal. Le bord tranchant de ces mandibules est recouvert d'un dépôt calcaire dans *Nautilus*.

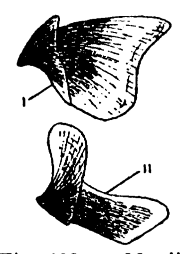


Fig. 132. — Mandibules de *Eledone*, vues du côté gauche. I, mandibule dorsale ou supérieure; II, mandibule ventrale.

Comme chez les Amphineures, Gastropodes et Scaphopodes, le plancher de la cavité buccale est occupé par la partie antérieure de la radule sortant d'un cæcum pharyngien. Chaque série transversale de cette radule et formée d'une dent médiane, avec, de chaque côté, trois dents symétriquement placées (sauf *Gonatus*, où il y a deux dents latérales, *Nautilus*, où il y en a quatre et *Cirroteuthis*, qui manque de radule). En avant de la radule existe une forte saillie charnue, à revêtement assez épais et papilleux (langue), correspondant à l'organe subradulaire des autres Mollusques.

Les Octopodes ont deux paires de glandes salivaires : l'antérieure est formée de deux glandes acineuses, aplaties, accolées au côté postérieur du bulbe et pourvues chacune d'un court conduit débouchant au côté de la partie postérieure du pharynx. La paire postérieure ou abdominale (nulle chez *Cirroteuthis*) est constituée par deux glandes beaucoup plus grandes, acineuses, mais compactes (formées de tubes contournés et bifurqués), en forme d'amande, situées vers le proventricule œsophagien; leurs conduits s'unissent immédiatement en un conduit médian unique, qui accompagne l'œsophage et s'ouvre au sommet de l'organe subradulaire.

Les Décapodes ont cette dernière paire, mais plus petite et placée plus en avant, contre le cartilage céphalique, conformées pour le reste de la même façon. Seuls, les OEgopsides (*Onychoteuthis*, *Gonatus*, *Veranya*, etc.) ont aussi la paire antérieure des Octopodes, mais peu développée. Les autres Décapodes ont aussi, en arrière de la radule, à l'entrée de l'œsophage, une masse glandulaire intrabulbaire impaire, correspondant à l'état embryonnaire des glandes antérieures des Octopodes. Ces diverses glandes sont sans action digestive.

Tous les Dibranches ont en outre, en avant de l'organe subradulaire (donc ventralement), un appareil glandulaire peu volumineux, formé par le plissement de l'épithélium en cet endroit (glande sublinguale). *Nautilus* est dépourvu de glandes salivaires postérieures; mais il possède de chaque côté de la cavité buccale, un orifice par lequel débouche une glande située dans la paroi et correspondant à la glande antérieure des Octopodes.

L'œsophage est toujours long; il est insensiblement (*Nautilus*) ou brusquement (Octopodes, sauf *Cirroteuthis*) élargi en jabot (ou proventricule) et conserve son diamètre uniforme dans les Décapodes. L'estomac véritable est une poche plus ou moins globuleuse ou allongée, à parois assez musculeuses; il a ses deux orifices (cardiaque et pylorique) en avant; à la partie tout à fait initiale de l'intestin, contre l'estomac, est annexée une poche cæcale, de forme variée, sphérique dans *Nautilus*, *Rossia*, *Leachia*, allongée, beaucoup plus volumineuse que l'estomac, dans *Loligo*, mais le plus généralement contournée en spirale (*Ommatostrephes*, *Sepia*, Octopodes) : c'est dans ce cæcum que s'ouvrent les conduits hépatiques.

Le foie est formé de deux glandes symétriques séparées pendant le développement (*Sepia*), mais généralement en partie fusionnées chez l'adulte. Dans *Nautilus*, où il est encore peu compact, il présente quatre lobes ayant chacun son conduit propre. Dans les Dibranches, il est composé de deux lobes latéraux encore peu réunis vers leur milieu chez *Rossia* et *Sepia*, beaucoup plus dans *Sepiola*, et presque entièrement confondus dans *Onychoteuthis*, *Ommatostrephes*, *Loligo* et les Octopodes (*Argonauta* excepté), où il constitue une masse ovoïde ou globuleuse perforée par l'œsophage. — Dans les Dibranches, les conduits hépatiques sont au nombre de deux, longs dans les Décapodes (où ils traversent les reins), courts chez les Octopodes. Dans les premiers, ils sont recouverts de follicules glandulaires (dits « pancréatiques »), de structure un peu différente de celle du foie. Chez les Octopodes, ces parties sont exclusivement placées à la partie initiale des conduits et presque englobées dans la masse du foie. La digestion s'effectue entièrement dans l'estomac, sous l'influence de la trypsine secrétée par le « foie » et de la diastase produite par ce dernier et par les follicules du « pancréas ».

L'intestin est relativement court et à diamètre constant, légèrement flexueux, dans *Nautilus* et dans les Octopodes, mais droit dans les Décapodes; il se termine sur la ligne médiane, vers la partie

antérieure de la cavité palléale, par un anus souvent muni de deux valvules latérales. — Sauf *Nautilus* et *Cirroteuthis*, les Céphalopodes ont une « poche à encre », cæcum rectal très développé, naissant de très bonne heure au côté dorsal de l'intestin (fig. 140, X) et s'ouvrant dans la partie tout à fait terminale du rectum. Cette poche est formée d'une partie profonde — glande proprement dite, à cavité cloisonnée — et d'un réservoir (surtout très développé chez les Décapodes) dans lequel la partie glandulaire s'ouvre par un petit orifice. La poche du noir placée assez superficiellement au côté ventral de la masse viscérale, est trilobée (par adjonction de deux organes latéraux accessoires) dans certains *Sepiola*, allongée jusqu'à l'extrémité postérieure du corps dans *Sepia*, et englobée dans la partie superficielle du foie chez les Octopodes (sauf *Argonauta*). Les Céphalopodes peuvent à volonté expulser, par l'entonnoir, la sécrétion renfermée dans le réservoir de cette glande anale et produire ainsi un épais nuage qui les cache.

4. **Système circulatoire.** — Le cœur situé assez superficiellement vers le milieu de la face ventrale ou un peu en arrière, n'est placé hors du péricarde que chez les Octopodes. Il est essentiellement composé d'un ventricule médian; les oreillettes latérales et symétriques sont de simples renflements contractiles des vaisseaux branchiaux efférents (au nombre de quatre dans *Nautilus* — où il y a quatre branchies, — de deux dans les Dibranches). Le ventricule à sa symétrie généralement un peu altérée, sauf dans *Nautilus* où il est allongé en travers et dans *Loligo* où il l'est en long; il est pourvu de valvules à l'entrée des oreillettes et à la naissance des aortes. Celles-ci (fig. 133) sont : une aorte principale, dirigée en avant (céphalique) et portant le sang dans toute la partie antérieure du corps; une autre, postérieure (abdominale), moins importante, surtout dans les Octopodes, le distribue à la partie postérieure du manteau, y compris le prolongement siphonal des *Nautilus* et les nageoires de divers Dibranches : *Cirroteuthis* et Décapodes; une petite artère génitale naît aussi de cette dernière ou séparément.

Dans *Nautilus*, la circulation est partiellement « lacunaire », sauf dans les téguments; mais chez les Dibranches, l'appareil vasculaire est très parfait et les sinus font le plus souvent défaut, le sang passant des artères dans les veines par des vaisseaux capillaires. Exceptionnellement, il y a chez les Octopodes un grand sinus veineux, sur le trajet du sang qui retourne aux branchies : il entoure l'œsophage

avec les glandes salivaires postérieures, les conduits hépatiques, l'aorte antérieure, etc., et communique par un tronc veineux avec la grande veine cave, qui ramène vers les branchies la plus grande partie du sang du corps. Dans *Nautilus*, la cavité viscérale est un vaste sinus communiquant avec la veine cave par des orifices percés dans la paroi de celle-ci. Cette veine cave, dont le tronc principal est antéro-postérieur, se divise en deux (quatre chez *Nautilus*) troncs branchiaux afférents (fig. 133, XVI), dans chacun desquels débouchent les veines palléale et abdominale (fig. 133, V). Chaque tronc afférent et la portion terminale des veines abdominales sont renfermées dans la cavité des reins et recouverts extérieurement d'un revêtement secréteur, « corps spongieux » (voir plus loin : système excréteur). — A la base des branchies (sauf chez *Nautilus*), le tronc afférent forme un renflement contractile et glandulaire (« cœur branchial ») avec un appendice glandulaire (glande péricardique), qui est contenu dans le cœlome (fig. 133, XI), sauf chez les Octopodes où l'appendice seul s'y trouve renfermé (fig. 134, V). Une grande partie du système veineux est d'ailleurs aussi contractile, notamment la veine cave et ses deux branches afférentes.

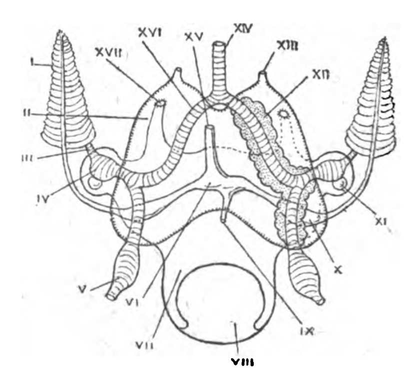


Fig. 133. — Schéma des appareils circulatoire et excréteur d'un Décapode, vus ventralement. I, branchie; II, sac rénal; III, vaisseau afférent; IV, cœur branchial; V, veine abdominale; VI, cœur; VII, péricarde; VIII, glande génitale; IX, aorte postérieure; X, « oreillette »; XI, appendice du cœur branchial (glande péricardique); XII, appendices glandulaires de la veine branchiale = rein; XIII, orifice extérieur du rein; XIV, veine cave; XV, aorte antérieure; XVI, bifurcation de la veine cave; XVII, orifice réno-péricardique.

Les *branchies*, symétriques et latérales, naissent postérieurement, entre le manteau et le pied (fig. 121); elles s'enfoncent ultérieurement jusqu'au fond de la cavité palléale (fig. 119), leur extrémité libre étant dirigée en avant. Il y a quatre de ces organes dans *Nautilus* (fig. 142), deux dans les autres Céphalopodes (Dibranches). Chacun est bipectiné (leurs deux moitiés étant assez inégales dans certains Dibranches) et composés de feuillets en nombre variable suivant les diverses formes (il y en a le moins chez les Octopodes, où le

trou branchial axial, séparant les deux rangs de feuillets, est excessivement développé). Chaque feuillet est pourvu de plis transversaux plissés eux-mêmes à leur tour. La surface des branchies n'est pas ciliée, les contractions du manteau suffisant à produire le courant respiratoire. Les branchies sont libres sur toute leur étendue dans *Nautilus* (fig. 142, XI); ailleurs, elles sont fixées dorsalement au manteau par leur bord afférent : le long de la ligne de fixation, se trouve un organe glandulaire spécial annexé de l'appareil circulatoire (glande sanguine), dans lequel arrive le sang ayant nourri la branchie et qui se rend aux reins avec le sang veineux palléal (pour revenir respirer dans la branchie avant de retourner au cœur).

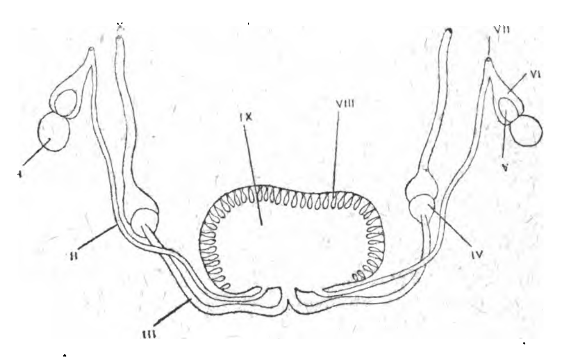


Fig. 134. — Schéma du cœlome d'un Octopode femelle, vu ventralement; d'après Brock. I, cœur branchial; II, canal « aquifère »; III, oviducte; IV, glande oviducale; V, appendice du cœur branchial ou glande péricardique; VI, capsule de la glande péricardique; VII, orifice réno-péricardique; VIII, ovaire; IX, capsule génitale.

5. Système excréteur. — Le cœlome est très étendu. Dans *Nautilus*, il se trouve situé à la partie postérieure de la masse viscérale et s'étend dorsalement, autour de l'estomac, jusque vers la moitié de l'œsophage. Il contient, outre le cœur, la glande génitale, la veine cave et une partie des appendices glandulaires des vaisseaux branchiaux afférents (glandes péricardiques). Dans les Dibranches, il renferme, chez les Décapodes, le cœur, la glande génitale, les cœurs branchiaux et leurs appendices glandulaires (glandes péricardiques) (fig. 133); mais, chez les Octopodes, il ne contient que les glandes génitales et les appendices des cœurs branchiaux (fig. 134).

Dans les Décapodes, le cœlome forme une vaste poche présentant un étranglement entre la partie postérieure (capsule génitale, fig. 133, VII) et l'antérieure ou péricarde proprement dit, qui possède des annexes latérales pour les cœurs branchiaux (fig. 133, IV). Chez les Octopodes, la partie antérieure n'existe plus, et la capsule génitale est reliée aux capsules des appendices des cœurs branchiaux

par de longs canaux (fig. 134, II), que *Philonexis* et *Argonauta* auraient perdus.

Le cœlome communique, dans tous les Dibranches, avec les reins; mais chez *Nautilus*, où ces communications manquent, il s'ouvre directement au dehors par deux orifices symétriques placés à côté des ouvertures de reins postérieurs (fig 142, VIII). Dans les Décapodes, les orifices réno-péricardiques sont les deux extrémités les plus antérieures du péricarde, qui débouche par là dans les reins, non loin (fig. 133, XVII) des ouvertures extérieures de ceux-ci. Chez les Octopodes, ce sont les capsules des appendices des cœurs branchiaux qui communiquent avec les reins, par leur extrémité antérieure (fig. 134, VI, VII).

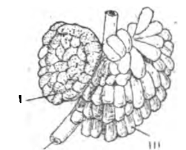


Fig. 135. — Vaisseau branchial afférent de *Nautilus*, avec ses deux appendices glandulaires; d'après VROLIK. I, « corps spongieux » rénal; II, vaisseau; III, glande péri cardique.

Les capsules rénales, partout assez volumineuses et à parois minces, sont au nombre de quatre dans *Nautilus*, superficielles, ventrales, sans communication entre elles ni avec le péricarde, et possédant chacune un orifice extérieur propre, sessile (fig. 142, V). Chacune renferme une partie (la moins volumineuse) (fig. 135, I) des appendices glandulaires des vaisseaux branchiaux afférents : appendices formés par des ramifications de ces vaisseaux, recouvertes d'épithélium rénal excréteur. Les appendices situés de l'autre côté de ces vaisseaux, *dans le cœlome* ou péricarde, sont aussi des organes excréteurs et constituent les glandes péricardiques (fig. 135, III).

Dans les Dibranches, il y a deux reins également superficiels et ventraux [1], accolés sur la ligne médiane chez les Octopodes et communiquant plus ou moins complètement (fig. 133, II) dans les Décapodes : chez la plupart de ces derniers, ils s'étendent dorsalement jusque sous la coquille et sont, dans cette partie, traversés par les conduits hépatiques. Chacun renferme les deux divisions de la veine cave (fig. 133, XVI) et la partie terminale des veines abdominales : tous ces troncs y sont recouverts d'appendices glandulaires spongieux (XII) constituant la partie secrétrice des reins et conformées comme les parties rénales correspondantes de *Nautilus*. Les orifices extérieurs des poches rénales se trouvent à leur partie anté-

(1) C'est dans ces organes que se trouvent les parasites *Dicyema*.

rieure, ventralement, symétriquement de part et d'autre du rectum (fig. 133, XIII), plus (*Sepia*) ou moins (*Ommatostrephes*) en avant, sur des papilles dans les Myopsides. Les produits d'excrétion des Céphalopodes, dont une partie revêt souvent la forme de concrétions solides, ne renferment pas d'acide urique, mais essentiellement de la guanine.

Les appendices glandulaires des cœurs branchiaux des Dibranches (fig. 133, XI; 134, V) correspondent morphologiquement aux glandes péricardiques des autres mollusques et constituent aussi des organes excréteurs.

6. **Système reproducteur.** — 1° *Sexes.* — Les sexes sont séparés et le dimorphisme sexuel est parfois très accentué : les mâles sont habituellement plus élancés (exemple : *Loligo media*), beaucoup plus petits que les femelles dans *Argonauta*, où ces dernières atteignent quinze fois la longueur du mâle et possèdent une coquille externe dont ceux-là sont dépourvus ainsi que de l'élargissement caractéristique (fig. 146) des bras dorsaux de l'autre sexe; d'une façon générale, les mâles se distinguent en outre par une modification d'un des bras, en vue de l'accouplement (hectocotylisation; voir plus loin). On a fréquemment constaté, même pour *Nautilus*, que les mâles étaient moins nombreux que les femelles, c'est-à-dire qu'il y a hyperpolygynie chez les Céphalopodes : par exemple, dans certains *Loligo*, il y a environ 15 p. c. de mâles; dans divers *Octopus*, 25 p. c., etc. Cependant, chez les Octopodes à hectocotyle autotome, on trouve généralement dans la cavité palléale des femelles, plusieurs (jusque quatre) hectocotyles.

2° *Appareil génital.* — La glande génitale unique, médiane (ovaire ou testicule) est située à l'extrémité postérieure du corps, dans le cœlome dont elle forme une saillie de la paroi (fig. 133, 134); les conduits génitaux s'ouvrent dans le cœlome, de sorte qu'ils ne sont pas continus avec la glande (fig. 134, III); ils présentent sur leur parcours, des glandes accessoires et s'ouvrent dans la cavité palléale, sans organe d'accouplement à l'extrémité du conduit mâle; mais un (deux chez *Spirula*) bras (Dibranches) ou une partie de la couronne péribuccale (Nautile) se modifie en vue de la fécondation.

Les conduits génitaux ne se sont conservés au nombre de deux, symétriques, fonctionnels, que chez les femelles des OEgopsides (*Thysanoteuthidæ*, *Ommatostrephidæ*, *Onychoteutidæ*, *Gonatidæ*, etc.) et des Octopodes (sauf *Cirroteuthis*), où les deux oviductes naissent vers

le même point dans la capsule génitale ou cœlome (fig. 134, III) et où les ouvertures génitales sont plus profondément (postérieurement) situées, dans les formes à hectocotyles caducs. Chez Nautile, il existe encore, dans les deux sexes, outre le conduit fonctionnel de droite, un rudiment de conduit gauche, pourvu d'un orifice extérieur, mais sans communication avec le cœlome; enfin, dans tous les dibranches mâles et dans les femelles des formes non citées plus haut, il n'y a plus qu'un seul conduit génital, à gauche.

Les glandes mâles et femelles et leurs conduits sont absolument comparables au point de vue morphologique, mais présentent dans leur conformation spéciale, un certain nombre de différences :

A. Organes femelles. — L'ovaire est simplement la partie de la paroi du cœlome sur laquelle se développent les ovules; mais ceux-ci ne sont plus des cellules superficielles de cette paroi même : ce sont des cellules émigrées sous ces dernières et qui, par leur accroissement, font saillie dans la cavité cœlomique en soulevant son épithélium. Ces cellules ovulaires s'entourent alors d'un follicule intérieur (sous la paroi cœlomique (fig. 133), formé aux dépens de cellules voisines de la cellule œuf; ce follicule intérieur se replie à l'intérieur de l'ovule, suivant la longueur et transversalement, et y secrète le vitellus; celui-ci refoule au pôle aigu de l'œuf, le protoplasme formatif et le noyau (fig. 136). Quand l'œuf est mûr, son enveloppe extérieure se rompt : il tombe alors dans la cavité cœlomique (capsule génitale) (fig. 133, VII) et arrive, pourvu d'un chorion à micropyle, dans le conduit. Sur le trajet de celui-ci, il traverse un élargissement glandulaire plus ou moins volumineux, situé sur la paroi même de la capsule génitale dans *Nautilus*, à mi-hauteur dans les Octopodes (où il se trouve formé de deux parties distinctes, fig. 134, IV, et n'a qu'un faible développement dans *Argonauta*, chez lequel les œufs pondus sont protégés dans la coquille), et vers l'extrémité dans les Décapodes. En outre, sur la paroi intérieure de la cavité palléale, sans rapport immédiat avec les

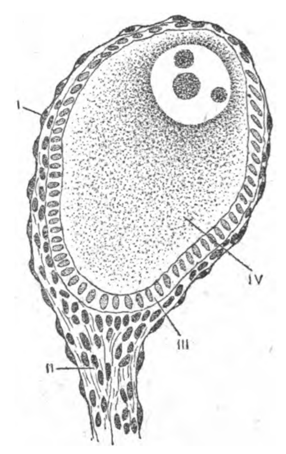


Fig. 136. — Coupe sagittale d'un œuf ovarien de *Argonauta*, grossi. d'après Brock. I, épithélium cœlomique; II, pédoncule de l'œuf; III, follicule; IV, œuf.

conduits génitaux, se sont différencié des glandes symétriques, sur la paroi du manteau chez *Nautilus*, sur la paroi de la masse viscérale chez les Dibranches (certains OEgopsides : *Enoploteuthis*, *Cranchia*, *Leachia* et les Octopodes en manquent cependant), débouchant chez ces derniers près de l'orifice génital, le plus souvent pourvues d'une seconde paire, plus petite, antérieure (exemple : *Sepia*) : ce sont les glandes « nidamentaires ». Ces deux sortes de glandes femelles accessoires (oviducales et nidamentaires) produisent les enveloppes extérieures des œufs et la substance élastique rapidement durcie au contact de l'eau.

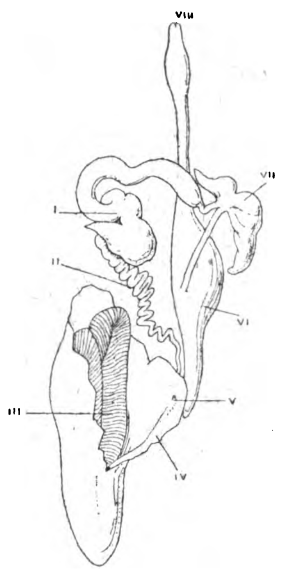


Fig. 137. — Organes génitaux de *Loligo* mâle, vus ventralement, réduits ; d'après DUVERNOY. I, « vésicule séminale » ; II, spermiducte ; III, testicule ; IV, capsule génitale ; V. orifice du spermiducte dans la capsule génitale cœlomique ; VI, sac à spermatophores ; VII, « prostate » ; VIII, orifice génital.

B. Organes mâles. — Le testicule est une partie spécialisée de la paroi du cœlome à laquelle partie se développent les spermatozoïdes ; ceux-ci tombent par un orifice dans la capsule génitale proprement dite (fig. 137, IV) et passent de là dans le spermiducte. Sur celui-ci se trouve une (*Nautilus*) ou deux (« vésicule séminale » et prostate : Dibranches) poches glandulaires et un réservoir terminal : poche à spermatophores. Entre la « vésicule seminale » et la prostate, le spermiducte présente (*Sepia*) un petit tube qui s'ouvre dans le cœlome ; de même, dans *Philonexis*, la partie profonde du spermiducte est divisée en deux canaux s'ouvrant tous deux dans la portion du cœlome qui renferme le testicule. Le sperme reste libre dans la partie initiale du spermiducte, jusqu'à la première poche glandulaire, où il commence à s'entourer d'une enveloppe en forme d'étui ou spermatophore. Dans les Dibranches, cet étui se complète dans la « prostate ». Peut-être même se termine-t-il dans la poche ou réservoir (fig. 137, VI) où ces appareils se rangent parallèlement les uns aux autres.

Chaque spermatophore est constitué par un étui invaginé en lui-même : la partie la plus profonde de l'invagination constitue le

réservoir spermatique, la plus extérieure, très rétrécie, le « connectif », souvent enroulé en spirale. Quand le spermatophore est mûr, le connectif s'étend, se dévagine, entraînant dans son intérieur le réservoir qui le fait éclater et se déchire lui-même à son tour, laissant échapper les spermatozoïdes qu'il renferme. Ces appareils habituellement assez petits, atteignent 8 centimètres dans *Eledone* et jusqu'à 50 centimètres (quand ils sont déroulés) dans les Octopodes à hectocotyle autotome. Dans *Nautilus*, leur structure est plus simple : ils constituent un tube enroulé sur lui-même et dépassant 30 centimètres de longueur.

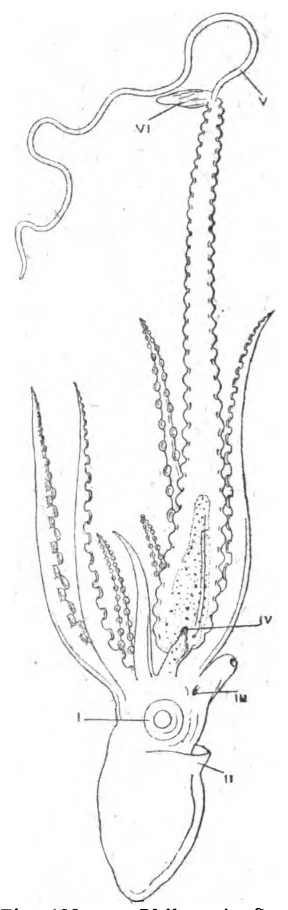


Fig. 138. — *Philonexis Carenæ* mâle, vu du côté droit, avec son hectocotyle déroulé, × 2/3 ; d'après Vogt et Vérany. I, œil ; II, manteau ; III, pore aquifère ; IV, orifice extérieur de la capsule de l'hectocotyle ; V, filament ; VI, poche du filament.

L'organe d'accouplement est, dans les Dibranches, un des bras modifié dans sa conformation ou « hectocotylisé ». Ce bras est le quatrième, ou ventral, de gauche, dans la plupart des OEgopsides (*Onychoteuthidæ*, *Ommatostrephidæ*), *Loligo*, *Sepia*, *Sepiola* ; chez *Rossia*, le quatrième gauche et, partiellement, le quatrième droit ; chez *Idiosepion* et *Spirula*, ce sont les deux bras de la quatrième paire qui sont hectocotylisés, dans une enveloppe commune chez le dernier (fig. 144, IV) ; enfin c'est le troisième de gauche dans *Scæurgus ;* le troisième de droite chez *Octopus* et *Eledone*, et le deuxième de droite dans *Cirroteuthis*. La modification porte sur le sommet dans *Enoploteuthis*, *Eledone*, *Octopus* (où l'extrémité prend la forme d'une cuiller) ; sur la base, dans *Sepia* (disparition des ventouses) ; sur toute la longueur dans *Idiosepion*, *Rossia* (celui de gauche ; celui de droite sur la moitié seulement) et *Loliolus*.

Dans les *Philonexidæ* et les *Argonautidæ*, le bras modifié est le troisième de droite chez *Philonexis* (fig. 138) et *Tremoctopus* et le

troisième de gauche chez *Argonauta;* mais ce bras est autotome et constitue un hectocotyle proprement dit. Il naît (et se régénère vraisemblablement) dans une capsule où il se trouve enroulé et sans chromatophores ; la membrane de ce kyste se rompt et reste attaché à la face dorsale du bras où elle forme le sac à spermatophores. Le bras ainsi déroulé est pédonculé et porte à son extrémité une petite poche renfermant un long filament, qui se déroule pour l'accouplement.

L'hectocotyle se détache alors avec sa poche à spermatophores ; celle-ci communique avec l'intérieur du bras qui se continue par la cavité du filament et s'ouvre à l'extrémité de celui-ci.

Dans *Nautilus*, il existe une région modifiée, analogue aux bras hectocotylisés : c'est le « spadix », formé de quatre tentacules intérieurs, ventraux, de gauche, unis en une saillie pourvue d'une aire glandulaire circulaire.

Les Céphalopodes sans hectocotyle autotome s'accouplent bouche à bouche ; le bras hectocotylisé servant à transporter les spermatophores ; ceux-ci sont déposés soit sur les lobes buccaux ventraux (le sperme est parfois alors introduit dans les poches qui s'y trouvent : *Sepia*, *Loligo*), soit dans la cavité palléale.

La ponte est inconnue chez *Nautilus ;* elle a vraisemblablement une épaisse coque, étant donné que ce genre possède des glandes nidamentaires puissantes. Ailleurs, les œufs sont enveloppés isolément chez les Octopodes et *Sepia*, où les œufs sont fixés un à un ; ils sont réunis dans des cordons gélatineux plus ou moins longs, uniques, ou joints par leur extrémité, chez les OEgopsides (Céphalopode de Grenacher) et *Loligo*.

7. **Développement.** — Le développement de *Nautilus* est encore inconnu. Ce qu'on sait de l'embryologie de Céphalopodes se rapporte donc exclusivement aux Dibranches.

L'œuf est remarquable (même chez *Nautilus*) par l'énorme quantité de vitellus nutritif qu'il renferme ; son évolution est caractérisée par sa segmentation incomplète, l'ectoderme n'arrivant pas à recouvrir le vitellus, de sorte qu'il n'y a pas de blastopore proprement dit ou qu'il en reste un énorme : toute la surface libre du vitellus. Ce mode de développement n'est toutefois que l'exagération de celui des œufs épiboliques à vitellus abondant (fig. 8) : les Dibranches archaïques (OEgopside de Grenacher) ayant une moindre quantité de vitellus que les autres.

Le vitellus formatif étant localisé vers le pôle aigu de l'œuf (fig. 136), la segmentation est restreinte à ce point (fig. 139), où elle produit un disque germinatif ou aire embryonnaire. Dans la suite de l'évolution, l'embryon ne recouvre jamais, en effet, la surface entière du vitellus, sur lequel il paraît couché sur sa face ventrale (fig. 140). L'étendue de l'aire embryonnaire et de la surface libre du vitellus, sont en raison inverse l'une de l'autre : la masse externe du vitellus est plus petite dans *Loligo* que dans *Sepia;* plus petite encore chez *Argonauta* et réduite au minimum chez le Céphalopode de Grenacher (OEgopside).

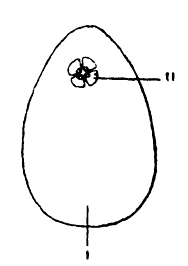


Fig. 139. — Œuf de *Sepia*, commençant à se segmenter, × 5; d'après Kölliker. I, vitellus; II, premières cellules ectodermiques.

Cette aire embryonnaire forme l'ectoderme. L'endoderme *primitif* naît de la zone périphérique de celui-ci et s'étend sous lui et en dehors; une partie de cet endoderme recouvre le vitellus d'une couche de noyaux épars à la surface de celui-ci, ce qui forme la membrane périvitelline. La majeure partie restante de l'endoderme devient le mésoderme.

La formation de l'endoderme définitif (entéron) n'est donc pas conforme à ce qui se passe dans le reste de l'embranchement : l'endoderme primitif ne pouvant pas se renfermer entièrement dans l'ectoderme et donner naissance à une gastrula. L'endoderme définitif apparaît relativement tard : sous la partie postérieure du manteau, sur la ligne médiane, se forme contre le vitellus une petite fossette, ouverte du côté de ce dernier et provenant, comme la membrane périvitelline, de l'endoderme primitif. Cette fossette donne naissance à l'estomac, au foie (originairement double) et à l'intestin. Deux invaginations ectodermiques stomodæale et proctodæale, cette dernière très courte, forment respectivement l'œsophage (et ses annexes) et l'anus. La bouche (fig. 140, I) prend naissance assez près du pôle nutritif, et d'autant plus près que le vitellus est moins abondant (Céphalopode de Grenacher).

Le manteau se forme au milieu du disque germinatif avec la glande coquillière en son milieu; mais les bords de cette dernière se réfléchissent en dedans, se rapprochent, formant ainsi une cavité rudimentaire qui disparaît sans se fermer chez *Argonauta*, mais qui, chez les Décapodes, se referme (fig. 140, XII) et s'accroît avec le manteau en même temps que s'y développe la coquille. En arrière du manteau,

entre lui et l'épipodium, se montrent symétriquement les bourgeons des branchies (fig. 121, III), sur lesquels apparaissent les plissements qui produisent les feuillets, lesquels se plissent à leur tour; en même temps, les branchies sont peu à peu recouvertes par le manteau.

La masse céphalique est excessivement volumineuse dans l'embryon, mais son importance décroît peu à peu; elle est formée par les côtés antéro-latéraux de l'aire embryonnaire et porte le rudiment d'un œil à chaque coin antérieur (fig. 121, V).

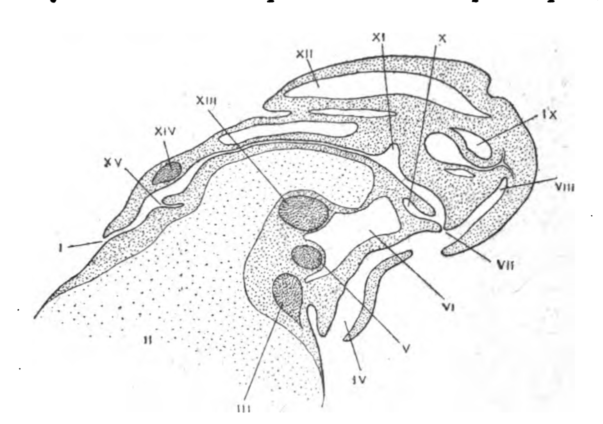


Fig. 140. — Coupe sagittale d'un embryon de *Sepia*, × 50. I, bouche; II, vitellus III, ganglion pédieux; IV, lumière de l'entonnoir; V, cloison de séparation des otocystes; VI, veine cave, VII, anus; VIII, cavité palléale; IX, péricarde autour du cœur; X, poche à encre; XI, estomac; XII, cavité coquillière; XIII, ganglion viscéral; XIV, ganglion cérébral; XV, glande salivaire.

Le pied est constitué par les bords latéraux et postérieurs du disque germinatif, rapidement découpé en dix saillies (huit dans les Octopodes et dans l'OEgopside de Grenacher). Ces lobes, dans la suite du développement, s'avancent peu à peu sur le côté, tout en s'allongeant, et les plus antérieurs arrivent à la bouche (fig. 121), puis se rejoignent en avant de celle-ci pour l'entourer complètement.

Entre le manteau et le pied naît de très bonne heure la saillie épipodiale paire, origine de l'entonnoir (fig. 121, VI). Les deux lobes postérieurs en deviennent saillants, se replient l'un vers l'autre (état qui existe encore dans *Nautilus*, fig. 142), puis se soudent entre eux en formant un tube complet.

Les centres nerveux se forment isolément, par prolifération de l'ectoderme (ganglions cérébraux, optiques, pédieux, ces derniers donnant naissance aux brachiaux), et les organes des sens (yeux et otocystes), par des invaginations de l'ectoderme qui se referment ultérieurement. Les otocystes naissent latéralement, en dehors de l'épipodium, sur les côtés du pied (fig. 121, *o*); ils se ferment assez

tard et gardent un rudiment de canal, puis se rapprochent l'un de l'autre, jusqu'à se toucher sur la ligne médiane.

Dans le mésoderme se creuse la cavité cœlomique, dont un reploiement de la paroi produit le cœur (fig. 140, IX), et de la paroi de laquelle se forme également la glande génitale.

Pendant l'accroissement de l'embryon, la vésicule vitelline, qui est indépendante de l'estomac, et ne se trouve en contact avec lui que par une petite étendue sur la ligne médiane, décroît et se trouve résorbée pour la plus grande partie au moment de l'éclosion (VI, fig. 141).

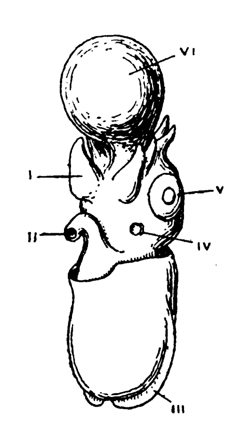


Fig. 141. — Embryon de *Sepia*, sur le point de sortir de l'œuf, vu obliquement, du côté ventral; grossi. I, bras; II, entonnoir, III, nageoire; IV, rhinophore ou fossette olfactive; V, œil; VI, vitellus.

8. **Définition générale.** — Les Céphalopodes sont des Mollusques parfaitement symétriques, dont le pied est transformé en appendices péribuccaux entourant complètement la tête; leur épipodium est modifié de façon à constituer, à l'ouverture de la cavité palléale, un tube musculaire exhalant : l'entonnoir. Le système nerveux a toutes ses paires essentielles de ganglions concentrées dans la tête, appuyées sur une pièce cartilagineuse ou y contenues. Les organes rénaux sont constitués par le revêtement glandulaire des vaisseaux branchiaux afférents. Le cœlome communique avec le dehors directement ou par la paire de reins (néphridies) et par une seconde paire de néphridies jouant le rôle de conduits génitaux. La glande génitale est située dans le cœlome, et sans continuité avec les conduits génitaux; une partie de la couronne pédieuse péribuccale est hectocotylisée, c'est-à-dire modifiée en organe d'accouplement, chez le mâle. Le développement est caractérisé par l'incomplète segmentation de l'œuf.

II. — Éthologie.

Tous les Céphalopodes sont des Mollusques marins très actifs, pouvant nager rapidement en expulsant à travers l'entonnoir l'eau de la cavité palléale. Ils sont au plus haut point carnassiers et atteignent parfois une taille très considérable (certains *Architeuthis* : 2^m50 de long, sans la tête; avec la tête et les bras tentaculaires étendus, 12 et

même 18 mètres). Ils sont répandus dans toutes les mers, au nombre de quatre cents espèces environ ; certaines formes sont littorales, d'autres pélagiques, quelques-unes seulement vivant à de grandes profondeurs, jusque vers 3,500 mètres. L'existence géologique du groupe est fort ancienne : des Céphalopodes voisins de *Nautilus*, mais non encore enroulés (*Orthoceras*), abondent dans les formations paléozoïques les plus anciennes. Mais les Dibranches n'ont apparu qu'à l'époque secondaire, où ils étaient surtout représentés par les *Belemnitidæ*, éteints à la fin de cette période.

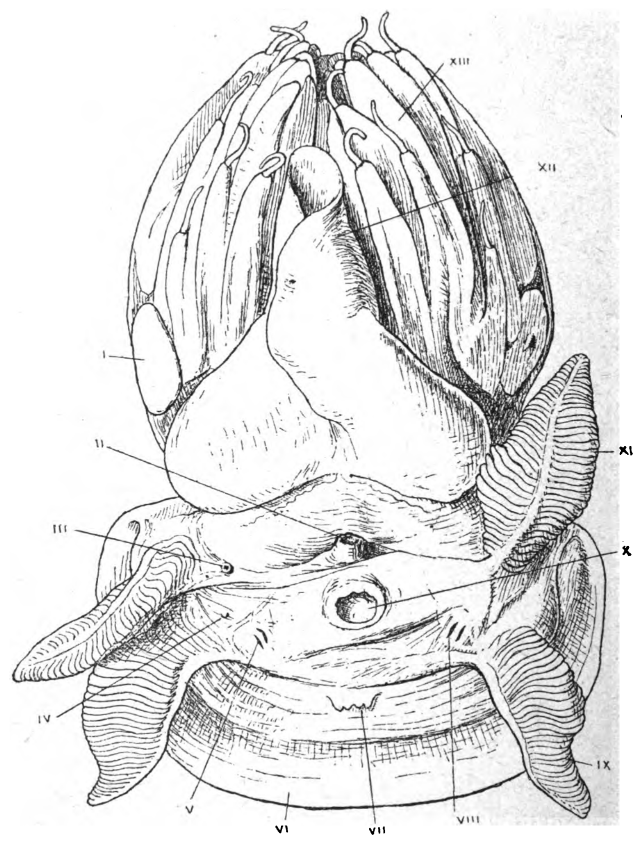


Fig. 142. — *Nautilus* mâle, vu ventralement, le manteau rabattu, réduit ; d'après KEFERSTEIN. I, œil ; II, ouverture génitale ; III, orifice du rein antérieur ; IV, papille interbranchiale ; V, ouverture du rein postérieur ; VI, bord du manteau ; VII, papille postanale ; VIII, orifice extérieur du péricarde ; IX, branchie postérieure ; X, anus ; XI, branchie antérieure ; XII, entonnoir ; XIII, appendices tentaculifères.

III. — Systématique.

La classe des Céphalopodes comprend deux ordres : *Tetrabranchia* et *Dibranchia*.

1er ordre : **Tetrabranchia.**

Chez ces Céphalopodes, la masse viscérale est protégée par une coquille externe, multiloculaire, enroulée dans un même plan, à enroulement dorsal, et dont elle n'occupe que la dernière loge. La tête porte de nombreux appendices pédieux (tentacules rétractiles) (fig. 142). L'entonnoir est formé de deux moitiés non soudées. Il y a quatre branchies et quatre reins, sans orifices péricardiques; le péricarde s'ouvre directement au dehors. Le cartilage céphalique est entièrement situé au côté ventral de l'œsophage et ne supporte que la partie ventrale des centres nerveux; les yeux sont ouverts, sans cristallin.

Cet ordre ne renferme qu'une seule famille, *Nautilidæ*, et un seul genre actuel : *Nautilus*, Linné : *N. pompilius*, Linné (fig. 142); Océan Pacifique.

2e ordre : **Dibranchia.**

Chez ces Céphalopodes, la masse viscérale est nue et les téguments dorsaux renferment une coquille interne réduite ou atrophiée (seul, *Argonauta* femelle a une coquille externe secrétée par les bras dorsaux). La tête porte huit bras acétabulifères, et souvent une cinquième paire plus ou moins rétractile, entre la troisième et la quatrième (fig. 143, 144). L'entonnoir forme un tube complet (fig. 145). Il y a deux branchies et deux reins, à orifices péricardiques (fig. 133). Le cartilage céphalique est traversé par l'œsophage (fig. 124) et renferme tous les centres nerveux; les yeux sont fermés et pourvus d'un cristallin (fig. 131). Ces animaux possèdent des chromatophores dans les téguments et ordinairement une poche à encre rectale.

Il y a deux sous-ordres parmi les Dibranches : *Decapoda* et *Octopoda*.

1er sous-ordre : **Decapoda**.

Outre les quatre paires de bras, il y a de chaque côté, entre le troisième et le quatrième, un bras (« bras tentaculaire ») plus ou

moins développé et plus ou moins rétractile dans une poche, et ne portant généralement de ventouses qu'à son extrémité libre. Les ventouses sont pédonculées, à anneau corné. Les huit bras normaux sont plus courts que le corps. Il y a ordinairement une coquille interne assez développée et des nageoires latérales (fig. 123, 143). Le cœur est contenu dans le cœlome (fig. 133). Il y a généralement des glandes nidamentaires.

Fig. 143. — *Ommatostrephes sagittatus*, vu dorsalement, réduit; d'après Vérany, I. manteau; II, bras tentaculaire; III, nageoire; IV, œil, V, bras.

Famille Ommatostrephidæ.

Bras tentaculaires assez courts et gros; ventouses à anneau denté.

Ommatostrephes, d'Orbigny. Nageoires rhomboïdales : *O. sagittatus*, Lamarck (fig. 143); Océan Atlantique et Méditerranée. — *Ctenopterix*, Appellöf. Nageoires divisées en filaments (fig. 123). — *Chaunoteuthis*, Appellöf. — *Architeuthis*, Steenstrup.

La famille *Thysanoteuthidæ* (*Thysanoteuthis*, Troschel) est voisine.

Famille Onychoteuthidæ.

Bras tentaculaires longs; ventouses à crochets.

Onychoteuthis, Lichtenstein. Des crochets sur les bras tentaculaires : *O. Lichtensteini*, Férussac; Méditerranée. — *Enoploteuthis*, d'Orbigny. Des crochets sur tous les bras : *E. Oweni*, Vérany; Méditerranée. — *Veranya*, Krohn. Corps très court, à nageoires obtuses; bras tentaculaires atrophiés chez l'adulte : *V. sicula*, Vérany; Méditerranée.

La famille *Gonatidæ* (*Gonatus*, Gray) est voisine.

Famille Chiroteuthidæ.

Bras tentaculaires excessivement longs; nageoires arrondies assez grandes.

Chiroteuthis, d'Orbigny : *C. Bonplandi*, Méditerranée. — *Doratopsis*, Rochebrune.

Famille Cranchiidæ.

Bras proprement dits très courts; nageoires terminales et petites; yeux saillants.

Loligopsis, Lamarck : *L. zygæna*, Vérany; Méditerranée. — *Histioteuthis*, d'Orbigny (fig. 125). — *Cranchia*, Leach. — *Leachia*, Lesueur. — *Taonius*, Steenstrup.

Les familles précédentes forment ensemble le groupe *OEgopsidæ*, caractérisé par les yeux à cornée extérieure ouverte (fig. 131) et l'existence de deux oviductes.

Famille Spirulidæ.

Manteau ne recouvrant pas entièrement la coquille en arrière (dorsalement et ventralement) (fig. 144); coquille enroulée ventralement, multiloculaire.

Spirula, Lamarck (fig. 144) : *S. Peroni*, Lamarck; Océan Pacifique.

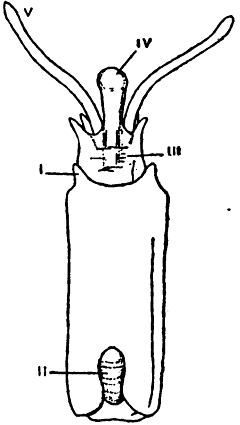


Fig. 144. — *Spirula* mâle, vu ventralement; d'après Owen. I, bord du manteau; II, coquille; III, tête; IV, bras hectocotylisés; V, bras tentaculaire.

Famille Sepiolidæ.

Corps court, arrondi postérieurement; nageoires arrondies, insérées à mi-longueur du corps.

Sepiola, Leach : *S. Rondeleti*, Leach; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Rossia*, Gray. — *Stoloteuthis*, Verrill. — *Inioteuthis*, Verrill.

Ici se rangent les familles *Idiosepiidæ* et *Sepiadariidæ*.

Famille Loliginidæ.

Corps allongé, conique, nageoires rhomboïdales s'étendant sur plus de la moitié postérieure du corps.

Loligo, Lamarck; nageoires triangulaires postérieures : *L. vulga-*

ris, Lamarck; Océan Atlantique et Méditerranée. — *Sepioteuthis*, Blainville. Nageoires arrondies, occupant toute la longueur du corps : *S. sepioidea*, Blainville; Océan Indien. — *Loliolus*, Steenstrup.

Famille Sepiidæ.

Corps aplati, large; nageoires étroites et allongées; coquille interne calcaire.

Sepia, Linné : *S. officinalis*, Linné; Océan Atlantique et Méditerranée.

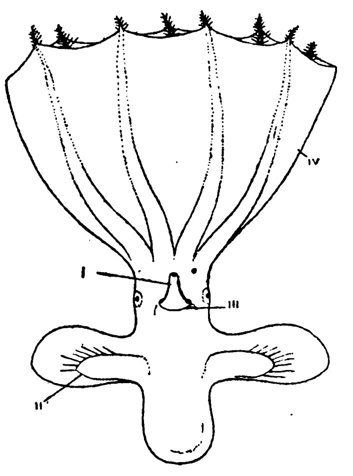


Fig. 145. — *Cirrotheutis Mülleri*, vu ventralement, réduit. I, entonnoir; II, nageoire; III, ouverture palléale; IV, ombrelle brachiale.

Les familles qui précèdent (depuis les *Sepiolidæ* inclusivement) forment le groupe *Myopsidæ*, à cornée fermée et à oviducte impair (gauche).

2e sous-ordre : **Octopoda.**

Huit bras allongés, plus longs que le corps qui est arrondi. Les ventouses sont sessiles. La coquille interne est atrophiée. Le cœur est situé hors du cœlome. Il n'y a pas de glandes nidamentaires.

Famille Cirroteuthidæ.

Bras unis par une membrane et portant de part et d'autre des ventouses, des filaments tentaculaires (fig. 145); radule nulle; des nageoires.

Cirroteuthis, Eschricht : *C. Mülleri*, Eschricht (fig. 145); Atlantique septentrional.

Famille Octopodidæ.

Bras longs et tous semblables; bras hectocotylisé non caduc; pas de nageoires.

Octopus, Lamarck. Ventouses sur deux rangs : *O. vulgaris* : Océan Atlantique et Méditerranée. — *Eledone*, Leach. Ventouses sur un seul rang : *E. moschata*, Lamarck; Méditerranée. — *Alloposus*, Verrill. Bras unis par une membrane.

Famille Argonautidæ.

Bras hectocotylisé autotome; bras dorsaux de la femelle élargis à leur extrémité (fig. 146) et secrétant une coquille autour du corps; mâles très petits.

Argonauta, Linné : *A. argo*, Linné (fig. 146); Méditerranée.

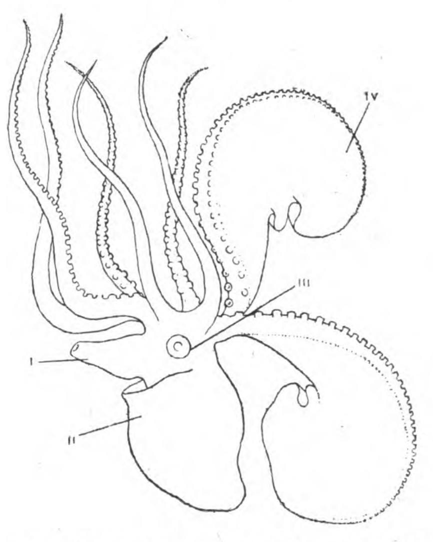


Fig. 146. — *Argonauta* femelle, vu du côté gauche, sans sa coquille, réduit; d'après Vérany. I, entonnoir; II, manteau; III, œil; IV, bras dorsal.

Famille Philonexidæ.

Bras hectocotylisé autotome (fig. 138); autres bras tous pareils, dans les deux sexes; des pores aquifères céphaliques et siphonaux.

Philonexis, d'Orbigny. Bras libres : *P. Carenæ*, Vérany (fig. 138); Méditerranée. — *Tremoctopus*, Delle Chiaje. Une membrane unissant les quatre bras dorsaux : *T. violaceus*, Delle Chiaje; Méditerranée.

IV. — Bibliographie.

1. *Tétrabranches :*

Owen, Memoir ou the Pearly Nautilus, London, 1832 (traduit dans *Ann. d. Sci. nat.*, t. XXVIII, 1833). — Valenciennes, Nouvelles recherches sur le Nautile flambé (*Arch. Mus. hist. nat. Paris*. t. II, 1841). — Vrolik, Lettre sur quelques points de l'organisation de l'animal du Nautile flambé (*Mém. Soc. Linn. Norm.*, t. X, 1855). — Van der Hoeven, Bydraagen tot de ontleedkundige Kennis aangaande Nautilus pompilius [*Verhandel. K. Akad. Amsterdam*, deel III, 1856 (traduit dans *Ann. d. Sci. nat. Zoologie*, sér. 4, t. VI, 1856)]. — Huxley, On some points in the Anatomy of Nautilus pompilius (*Journ. of the Proc. Linn. Soc. London*, vol. III, 1859). — Keferstein, Beiträge zur Anatomie des Nautilus Pompilius (*Nachrichtsbl. K. Ges. wiss. Göttingen*, 1865). — Lankester and Bourne, On the existence of Spengel's olfactory organ and of paired genital ducts in the Pearly Nautilus (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, vol. XXIII, 1883).

2. *Dibranches :*

Hancock, On certain Points in the Anatomy and Physiology of the Dibranchiate

Cephalopoda (*Nat. Hist. Review*, 1861). — Brook, Versuch einer Phylogenie der Dibranchiaten Cephalopoden (*Morph. Jahrb.*, Bd. VI, 1880). — Joubin, Recherches sur la coloration des téguments chez les Céphalopodes (*Arch. de Zool. Expér.*, sér. 2, t. X, 1892). — Hancock, On the Nervous System of Ommatostrephes todarus (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, sér. 2, vol. X, 1852). — Chéron, Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes Dibranches (*Ann. d. Sci. nat., Zoologie*, sér. 5, t. V, 1866). — Dietl, Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Thiere (*Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien*, Bd. LXXVII, 1878). — Pelseneer, Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes (*Arch. de Biol.*, t. VIII, 1888). — Grenacher, Die Retina der Cephalopoden (*Abh. Naturforsch. Ges. Halle*, Bd. XVI, 1884). — Rawitz, Zur Physiologie der Cephalopodenretina [*Arch. f. Anat. und Phys.* (*Phys. Abth.*), 1891]. — Bourquelot, Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Mollusques Céphalopodes (*Arch. d. Zool. Expér.*, sér. 2, t. III, 1884). — Girod. Recherches sur la poche du noir des Céphalopodes (*Arch. de Zool. Expér.*, sér. 1, t. X, 1882). — Milne Edwards et Valenciennes, Observations sur la circulation chez les mollusques (*Mém. Acad. Sci. Paris*, t. XX, 1840). — Joubin, Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes des côtes de France (*Arch. d. Zool. Expér.*, sér. 2, t. III, 1885). — Vigelius, Ueber das Excretionssystem der Cephalopoden (*Nied. Arch. für Zool.*, Bd. V., 1880. — Grobben, Morphologische Studien über den Harn und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden (*Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. V, 1882). — Brock, Ueber die Geschlechtsapparat der Cephalopoden. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXII, 1879 et XXXVI, 1882. — Milne Edwards, Sur les Spermatophores des Céphalopodes (*Ann. d. Sci. nat. Zoologie*, sér. 2, t. XVIII, 1842). — Vérany et Vogt, Mémoire sur les hectocotyles et les mâles de quelques Céphalopodes (*Ann. d. Sci. nat. Zoologie*, sér. 3, t. XVII, 1852). — Kölliker, Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden (Zurich, 1844). — Grenacher, Zur Entwickelung der Cephalopoden (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIV, 1874). — Bobretzky, Observations sur le développement des Céphalopodes (en russe) (*Bull. Soc. imp. Amis d. Sci. nat. et Ethnogr., Moscou*, 1877). — Ussow, Untersuchungen über die Entwickelung der Cephalopoden (*Arch. de Biol.*, t. II, 1881). — Vialleton, Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche (*Ann. d. Sci. nat. Zoologie*, sér. 7, t. VI, 1888). — Watase, Observations on the Development of Cephalopods (*Stud. biol. Lab. John Hopkin's Univ.*, t. IV, 1888). — Frédéricq, Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe (*Bull. Acad. Belg.*, sér. 2, t. XLVI, 1878). — Owen, Supplementary observations on the Anatomy of Spirula Australis (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, sér. 5, vol. III, 1879). — Reinhardt og Prosch, Om Sciadephorus Mülleri (*Vid. Selsk. Afhandl. Kjöbenhavn*, t. XII, 1846).

TABLE DES MATIÈRES

TABLE ALPHABÉTIQUE

(*Les noms en capitales sont ceux des classes et des ordres.*)

ERRATA

Page	49,	ligne 2,	au lieu de :	*Pyrula*,	lire :	*Fulgur*.
—	49,	— 35,	—	*Tritonium*,	—	*Triton*.
—	53,	— 23,	—	*Tritonium*,	—	*Triton*.
—	53,	— 24,	—	*Fusidæ*,	—	*Fasciolariidæ*.
—	54,	— 26,	—	*Firoloides*,	—	*Firoloida*.
—	61,	— 33,	—	*Tritoniidæ*,	—	*Tritonidæ*.
—	62,	— 36,	—	*Utriculus*,	—	*Tornatina*.
—	65,	— 25,	—	*Pyrula*,	—	*Fulgur*.
—	66,	— 37,	—	*Fusidæ*,	—	*Fasciolariidæ*.
—	69,	— 68,	—	*Pelta*,	—	*Runcina*.
—	83,	— 25,	—	fig. 47,	—	fig. 50.
—	90,	fig. 56,	—	XVIII, ganglion infra-œsophagien, lire : XVIII, ganglion supra-œsophagien.		

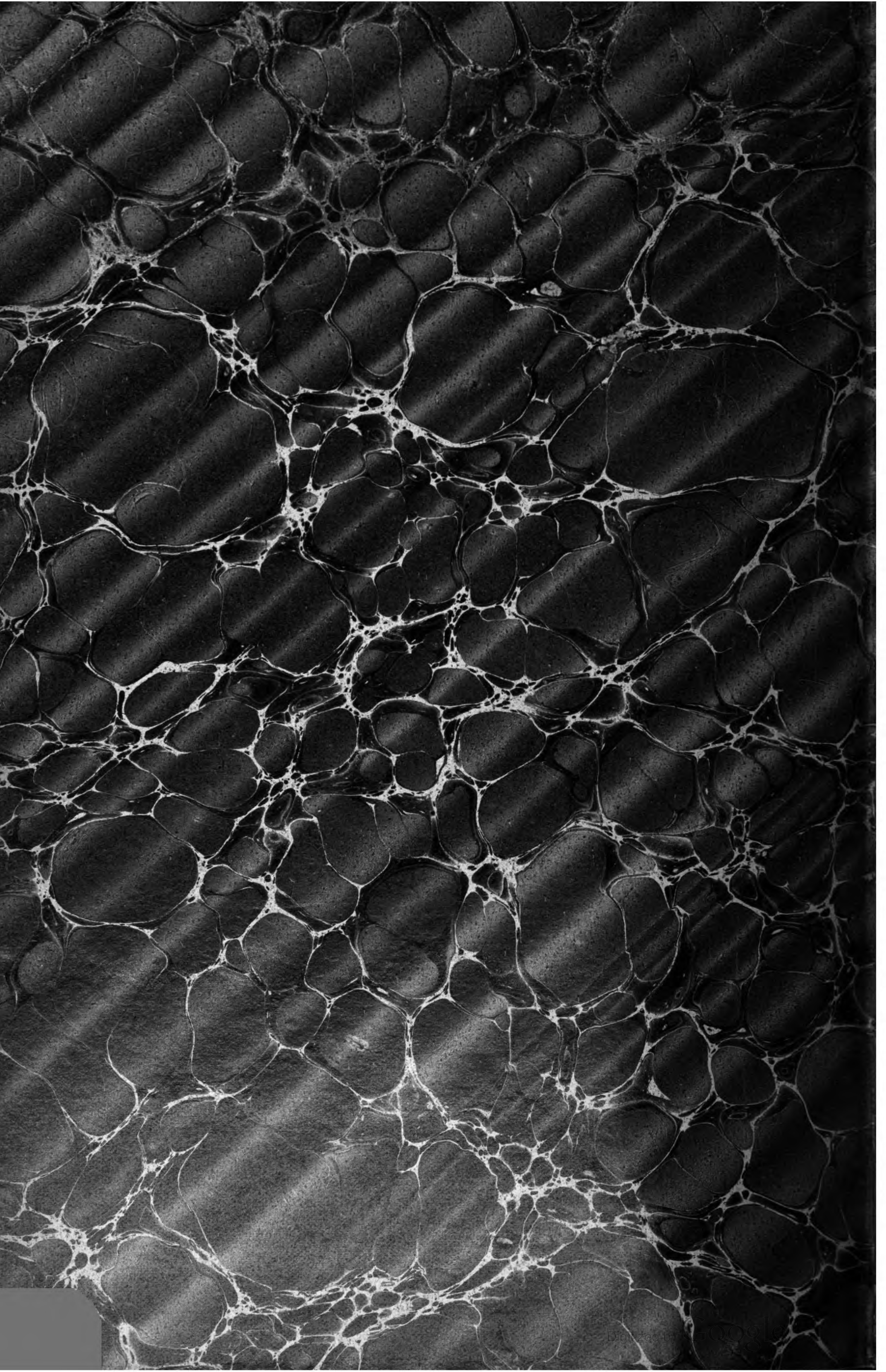
— 93, ligne 17, après « sur la ligne », ajouter : « médiane ».
— 102, — 22, au lieu de 27, lire : 40.
— 104, — 11, — Toxi, *lire* : Toxo.
— 105, — 10, — 67, lire : 64.
— 115, fig. 75, avant nerf radulaire, ajouter : XIV.

Page 131, après les huit premières lignes, ajouter :

« 8. **Définition générale.** — Les Scaphopodes sont des Mollusques symétriques, fouisseurs, caractérisés par leur manteau dont les bords se sont soudés ventralement, sur toute leur longueur, formant un tube ouvert aux deux bouts, renfermant tout le corps et sécrétant une coquille d'une pièce, tubuliforme. Leur tête porte deux houppes de filaments contractiles ; le pied est allongé et cylindrique. Il y a une radula, mais pas de branchies. »

Page 135, ligne 31, ajouter : dans *Ephippodonta* adulte (de la famille *Galeommidæ*), le manteau a totalement recouvert les deux valves de la coquille, qui est ainsi rendue interne.

Page 166, ligne 22, après « muscle adducteur », ajouter : « antérieur ».




3 2044 106 213 051

